

**Untersuchungen zur Koexistenz
und Nischentrennung
bei zwei sympatrischen
carnivoren Pflanzen,
Drosera rotundifolia
und *Drosera intermedia***

Martin Thum

Disbui. München

1988

Untersuchungen zur Koexistenz und Nischen-
trennung bei zwei sympatrischen carnivoren
Pflanzen, *Drosera rotundifolia* und *Drosera*
intermedia.

D i s s e r t a t i o n

der Fakultät für Biologie

der Ludwig - Maximilians - Universität

München

vorgelegt von

Martin Thum

im August 1988

1. **Berichterstatter: Prof. Dr. Jürgen Jacobs**
 2. **Berichterstatter: Prof. Dr. Jürke Grau**
- Tag der mündlichen Prüfung:** 24.11.1988

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung

A Zielsetzung.....	1
B Allgemeine Biologie der Gattung <i>Drosera</i>	2
C Das Hochmoor als Standort für Pflanzen.....	4
D Das Untersuchungsgebiet.....	6

Hauptteil

A Morphologie der Pflanzen	
1. Einleitung.....	8
2. Methodik.....	10
3. Ergebnisse.....	11
4. Diskussion.....	17
B Größe und Verteilung der Populationen	
1. Einleitung.....	21
2. Verteilungsmuster und Dichte im Untersuchungsgebiet....	21
3. Vergleich mit anderen Mooren.....	23
4. Diskussion.....	29
C Das Mikrohabitat	
1. Das Substrat	
a) Einleitung.....	31
b) Methodik.....	31
c) Ergebnisse	
-- Die Vegetation.....	32
-- Physikalische Eigenschaften.....	34
-- Chemische Eigenschaften.....	36
-- Vergleich besiedelter und unbesiedelter Flächen..	36
d) Diskussion.....	36

2. Das Mikroklima

a) Einleitung.....	39
b) Methodik.....	39
c) Ergebnisse	
-- Temperatur.....	40
-- Strahlung.....	44
-- Luftfeuchtigkeit.....	45
d) Diskussion.....	45

D Die Carnivorie

1. Fütterversuche zur Bedeutung der Beute

a) Einleitung.....	50
b) Methodik und Ergebnisse des ersten Beobachtungsjahres.....	50
c) Ergebnisse weiterer Beobachtungsjahre.....	52
d) Diskussion.....	56

2. Die Bedeutung der Ameisen für die Nischentrennung

a) Einleitung.....	58
b) Methodik.....	58
c) Ergebnisse.....	60
d) Diskussion.....	64

3. Die Zusammensetzung der Beute

a) Einleitung.....	66
b) Methodik und Ergebnisse.....	66
c) Diskussion.....	67

4. Die Bedeutung von Habitus und Habitat für die Nischentrennung

a) Einleitung.....	69
b) Die Verteilung der Tiere.....	69
-- Methodik.....	69
-- Ergebnisse.....	70
c) Die Verteilung der Fangfläche.....	79
-- Methodik.....	79
-- Ergebnisse.....	82
d) Vergleich der Bedeutung von Habitus und Habitat.....	83
e) Diskussion.....	84

5. Der Einfluß des Wetters auf die Fangleistung	
a) Einleitung.....	87
b) Methodik.....	87
c) Ergebnisse.....	88
d) Diskussion.....	89
E Der Zusammenhang von Eigenschaften und Leistungen	
1. Einleitung.....	91
2. Methodik.....	91
3. Ergebnisse und Diskussion	
a) Einfache Korrelationen.....	99
b) Partielle Korrelationen.....	109
-- Die Biomasse der Pflanzen.....	112
-- Die Fangfläche.....	114
-- Der Nachbarkoeffizient.....	116
-- Zahl der Früchte und Knospungsfrequenz.....	119
-- Die Beute.....	120
-- Die Vegetationsdauer.....	122
-- Die Höhe des Standortes.....	122
F Die Erfolgsbilanz	
1. Einleitung.....	125
2. Ergebnisse.....	125
3. Diskussion.....	129

Gesamtdiskussion

1. Die Bedeutung der Beute für den Sonnentau.....	130
2. Die Bedeutung der Beute für das Moor.....	132
3. Die Bedeutung des Sonnentaus für die Tiere	
a) Beutetiere.....	135
b) Die moorbewohnenden Ameisen.....	136
c) Die Zwergzikade <i>Macrosteles ossiannilssoni</i>	137
4. Nischentrennung und Nischenüberlappung.....	139
5. Die Vermehrungsmethoden.....	140
6. Kann eine Selbstbeschränkung des Sonnentaus beim Beutefang sinnvoll sein?.....	143

<u>Zusammenfassung</u>	145
------------------------------	-----

<u>Summary</u>	148
----------------------	-----

<u>Danksagung</u>	152
-------------------------	-----

<u>Literaturverzeichnis</u>	153
-----------------------------------	-----

Anlage 1

Anlage 2

Einleitung

A Zielsetzung

Carnivore Pflanzen haben die Forscher schon immer fasziniert, da sie das für "normal" gehaltene Grundprinzip, daß Tiere Pflanzen fressen, auf den Kopf stellen. Charles Darwin hat im Jahre 1875 zum ersten mal diese besondere Fähigkeit des Sonnentaus umfassend untersucht und dargestellt. Drei Jahre später, 1878, führte F. Darwin die ersten Experimente durch, um dem Sinn der Carnivorie auf die Spur zu kommen. Ebenso wie Kellermann und Raumer im selben Jahr, brachte Darwin Pflanzen aus dem Freiland ins Labor, fütterte sie mit Fleisch und Blattläusen und konnte beobachten, daß die Zahl der Blüten und das Gewicht von Samen und Winterrosette bei den gefütterten Pflanzen zunahm. Büsgen (1883) konnte diese Ergebnisse bestätigen und verdeutlichen. Er züchtete die Versuchspflanzen aus Samen und wies nach, daß das Trockengewicht gefütterter Pflanzen größer war als das nicht gefütterter. Damit war erwiesen, daß sich das Fangen von Tieren auf die Pflanzen günstig auswirken konnte.

Freilanduntersuchungen zur Nährstoffbilanz an der australischen Sonnentauart *Drosera erythrorhiza* ließen vermuten, daß Mineralien, vor allem Stickstoff und Phosphor, die wichtigsten Argumente für die Carnivorie dieser Pflanze ist (Watson et al. 1982). Spurenelemente erschienen in diesem Zusammenhang weniger bedeutsam (Chandler & Anderson 1976).

Unbekannt war noch immer, inwieweit sich die Ergebnisse der Fütterversuche "in vitro" auf die Situation der Pflanzen in ihrem natürlichen Umfeld übertragen lassen. Schließlich wächst auch jede gedüngte Pflanze im Labor besser als eine im Mangelmedium gehaltene, unabhängig davon, ob die Versorgung mit Mineralien am natürlichen Standort limitierender Faktor ist oder nicht. Die Beantwortung dieser Frage sollte daher anhand von Freilandbeobachtungen und -experimenten bezüglich der Carnivorie versucht werden.

Die verschiedenen Sonnentauarten sind, wohl im Zusammenhang mit ihrer hochspezialisierten Fähigkeit der Carnivorie, in ihrer Verbreitung auf wenige Habitate beschränkt. Oft kommen mehrere

Arten nebeneinander vor. Die drei europäischen Arten z.B. können durchaus auf ein und demselben Moor koexistieren, wobei sie typischerweise verschiedene Mikrohabitate auf der Mooroberfläche besiedeln (Paul & Lutz 1941, Oberdorfer 1977, Thum 1986).

In der vorliegenden Untersuchung sollen Koexistenz und Nischentrennung von *D.rotundifolia* und *D.intermedia*, so wie sie in einem kleinen Verlandungsmoor im Raum Chiemsee vorgefunden wurden, beschrieben, quantifiziert und analysiert werden. Alle bedeutsamen Faktoren hierzu, wie die Eigenschaften der Mikrohabitate, die Gestalt der Pflanzen, der Einfluß der biogenen Umwelt aus Pflanzen und Tieren (wobei letztere sowohl Beute als auch Schädling sein können), wurden bei der Untersuchung berücksichtigt. Eine Messung aller relevanten Parameter der Pflanzen über jeweils zwei Jahre soll schließlich Einblick geben in Kausalzusammenhänge und die gesamte Lebens- und Vermehrungsstrategie der beiden Sonnentauarten und einen Vergleich ermöglichen.

B Allgemeine Biologie der Gattung *Drosera*

Vorkommen

Die meisten der weltweit über 90 Arten der Gattung *Drosera* (Fam. *Droseraceae*) leben auf der Südhalbkugel, davon allein 56 in West-Australien.

In Mitteleuropa gibt es drei Arten dieser Gattung: den rundblättrigen (*Drosera rotundifolia*), den langblättrigen (*Drosera anglica*) und den mittleren Sonnentau (*Drosera intermedia*). Alle drei kann man fast auf der gesamten Nordhalbkugel finden, soweit die entsprechende Habitate vorhanden sind (Europa, Nordasien, Nordamerika, *D.rotundifolia* und *D.anglica* auch in Japan). Am weitaus häufigsten und am weitesten verbreitet ist *D.rotundifolia*.

Habitat

Wie die meisten carnivoren Pflanzen findet man den Sonnentau vor allem auf nährstoffarmen Böden. Während in Australien manche

Arten auf ausgewaschenem Sand leben (z.B. *Drosera erythrorhiza*), wachsen die drei in Europa vorkommenden Arten fast ausschließlich auf Moorboden.

Morphologie

Die Pflanzen sind, mit wenigen Ausnahmen, recht klein (kleinste Art: *D. pygmaea* aus dem Südosten Australiens, Rosettendurchmesser bis ca. 1.5 cm; größte Art: *D. gigantea* aus Westaustralien, buschförmiger Wuchs, Höhe bis zu einem Meter) und im allgemeinen von krautigem Wuchs mit bodenständiger Rosette. Die Laubblätter sind ohne Ausnahme als Fangblätter ausgebildet. Sie tragen aktiv bewegliche Tentakel unterschiedlicher Größe, an deren Spitze ein klebriges Sekret ausgeschieden wird, das auch bei sonnigem und trockenem Wetter nicht verschwindet und wie Tau glitzert (Name!).

Die Blüten sind meist fünfstrahlig. Die Samen sind sehr verschieden gebaut: Die Testa (Samenhülle) kann mehrschichtig und fest sein (*D. erythrorhiza*) oder dünn und flügelartig verlängert (*D. rotundifolia*, Hegi 1935). Das Wurzelwerk ist sehr spärlich entwickelt (Lloyd 1942).

Fortpflanzung

Die Pflanzen sind ausdauernd. Die in Europa heimischen Arten überwintern in Form kleiner und frostresistenter Winterknospen, aus denen im folgenden Frühjahr die ersten Laubblätter entstehen. Die Pflanzen verlagern ihr Rosettenzentrum jedes Jahr um einige cm nach oben, unter anderem wahrscheinlich, weil sie sonst von den schnellwüchsigen Sphagnen überdeckt würden. Die dabei vertorrenden unteren Pflanzenteile lassen das Höhenwachstum der Pflanze pro Jahr an den Abständen zwischen den Sommerrosetten erkennen (Overbeck 1975).

Manche australischen Arten überdauern Trockenzeiten als Knollen im Boden (z.B. *D. erythrorhiza*).

Die meisten Arten sind fakultativ autogam. Die Blüten öffnen sich oft nur für wenige Stunden, manchmal auch gar nicht (Klei-

stogamie, Knuth 1898).

Vegetative Vermehrung, z.B. durch Knospung aus den Blattachseln (LLOYD 1942), an unterirdischen Knollen (Dixon & Pate 1978) oder sogar aus der Blattfläche (Naudin 1840, Heinricher 1902), ist in der Gattung *Drosera* weit verbreitet und kann für die Pflanzen im Vergleich zur Vermehrung durch Samen von großer Bedeutung sein (Behre 1929). Die aus den Blattachseln entstehenden Tochterpflanzen haben bei den europäischen Arten meist die gleiche Größe wie die Mutterpflanze, so daß optisch der Eindruck einer Rosettenteilung entsteht ("Pseudodichotomie", Tutin 1968).

Carnivorie

Gerät ein Insekt mit den Tentakeln der Fangblätter in Berührung, kann es an dem klebrigen Sekret hängen bleiben. Von diesen Stellen wird ein Reiz an andere Tentakel weitergeleitet, die sich daraufhin (oft schon nach wenigen Sekunden) auf das Beutetier zubewegen, es mit Sekret bedecken und mit Hilfe der jetzt freigesetzten Enzyme den gesamten Insektenkörper mit Ausnahme des Chitins verdauen (Lloyd 1942). Chitinase - Aktivität konnte nur gelegentlich festgestellt werden (Amagase 1972). Die Verdauungsenzyme stammen möglicherweise zum Teil von symbiontischen Bakterien (Chandler & Anderson 1975, Lüttke 1983). Die gelösten Proteine werden über Tentakel und Blattoberfläche absorbiert. Der Verdauungsvorgang kann einige Tage dauern. Nach etwa drei bis vier Tagen ist die höchste Enzymaktivität feststellbar (Clancy & Coffey 1977).

Die Zahl der beteiligten Tentakel ist von der Größe der Beute abhängig. Ist die Beute sehr groß, wölbt sich das ganze Blatt darüber und bildet einen "temporären Magen" (Darwin 1875).

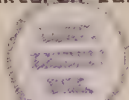
C Das Hochmoor als Standort für Pflanzen

Hochmoore fallen schon optisch im Vergleich mit anderen natürlich vorkommenden Vegetationsformen der gemäßigten Breiten auf. Die Vegetationsschicht ist sehr niedrig und die Bäume zeigen, wenn

sie überhaupt hier wachsen können, einen charakteristischen Kümmerwuchs. Dies verwundert nicht, denn die Lebensbedingungen für Pflanzen sind im Moor außerordentlich hart:

1. Die Temperaturen schwanken stark und zeigen im Sommer einen besonders ausgeprägten Tagesrhythmus. Temperaturen von über 50 °C können bei voller Sonneneinstrahlung auf der Mooroberfläche ebenso vorkommen wie Nachtfrost im Juli (Hölzer 1977).
2. Der Boden ist wegen stauender Nässe schon in wenigen cm Tiefe anaerob. Daher sind alle hier lebenden Pflanzen entweder Flachwurzler oder sehr kleinwüchsig oder, wie die Ericaceen, beides zusammen. Außerdem haben viele der Pflanzen (auch z.B. die Droseraceen), Luftkammern zur Versorgung der Wurzeln mit Sauerstoff entwickelt ("Helomorphie", Ellenberg 1974).
3. Trotz des nassen Untergrunds kann das Moor ein zeitweise außerordentlich trockener Standort sein. Fällt der Wasserspiegel nach einigen Tagen sommerlichen Wetters, so sind die Flachwurzler schnell vom Wasser getrennt (Wilmanns 1978). Hohe Tagestemperaturen fördern zudem die Transpiration. Daher zeigen fast alle moorbewohnten Gefäßpflanzen Xeromorphie-merkmale (Greb 1957).
4. Das Substrat reagiert ausgesprochen sauer (pH 3 - 4). Dies ist vor allem eine Folge der Fähigkeit von *Sphagnum* zum Ionenaustausch: Kationen werden aufgenommen und Protonen an das Wasser abgegeben. Ein niedriger pH-Wert verringert die Pflanzenverfügbarkeit wichtiger Nährstoffe (Larcher 1976).
5. Die Mineralienkonzentrationen liegen generell sehr niedrig, da ein klassisches Hochmoor vom Grundwasser getrennt und auf die Nährstoffzufuhr über Flugstaub, Regen und Tierkot angewiesen ist. Die Pflanzen haben daher diverse Anpassungen zur Verbesserung ihrer Nährstoffbilanz entwickelt: Ericaceen besitzen symbiotische Mycorrhiza, die durch Vergrößerung der Absorptionsfläche und durch verstärkten Substratabbau Mineralien besorgen; *Sphagnum* verwendet seinen Kationenaustauscher als "Nährstoffangorgan" (Wilmanns 1978); carnivore Pflanzen holen sich die benötigten Mineralien aus den Körpern der gefangenen Tiere.

Alle genannten Stressfaktoren zusammen sorgen dafür, daß ein



Moor nur von Pflanzen mit ganz speziellen Anpassungen und Fähigkeiten als Lebensraum genutzt werden kann.

D Das Untersuchungsgebiet

Ein kleines Moor im Raum Chiemsee erwies sich für die Durchführung des Projektes als besonders geeignet. Es handelt sich um einen sogenannten Toteiskrater von annähernd kreisförmiger Gestalt mit einem Durchmesser von etwa 125 Metern (Abb.1).

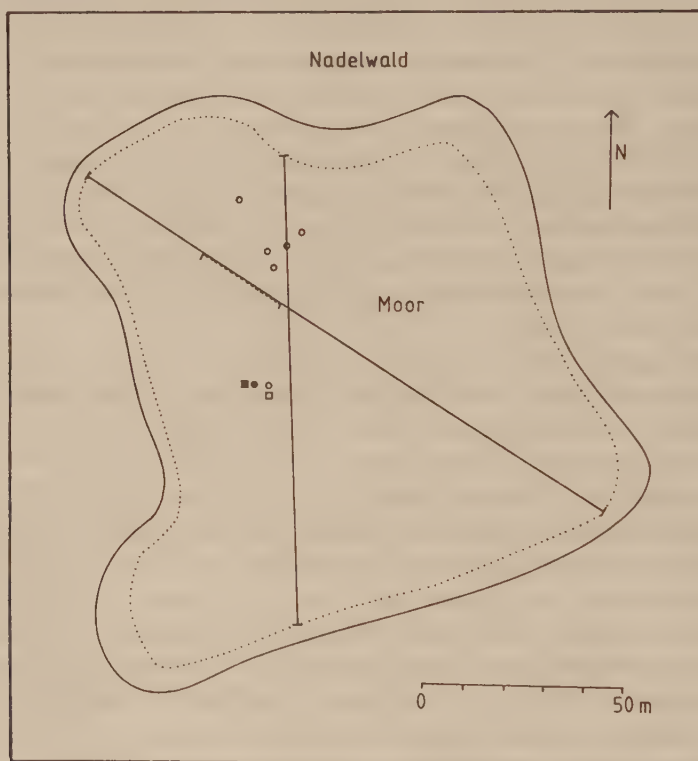


Abb.1: Skizze des Untersuchungsgebietes ("Hauptmoor"). Kreise: Standorte der Pflanzen, die über zwei Jahre beobachtet wurden. Rechtecke: Füttergebiete. Leere Symbole: *D. intermedia*. Schwarze Symbole: *D. rotundifolia*. Durchgezogene Linie: Transekte zur Messung von Verteilungsmuster und Dichte. Gestrichelte Linie: Bodenprofil für Abb.8 mitgemessen.

Der primäre Kratersee ist inzwischen vollständig zu einem Moor verlandet und die Hänge der Senke sind mit Fichtenwald bedeckt. Anthropogene Einflüsse sind nur in geringem Maße vorhanden. Am Rande des Kraters führen Wildwechsel entlang, allerdings lassen Fuchs-, Hasen- und Rehkot auf gelegentliche Besuche dieser Tiere auch auf der Moorfläche schließen.

Im Zentrum des Geländes stehen typische, verkrüppelt gebaute Moorkiefern in einer lockeren kreisförmigen Anordnung. Das Moor selbst läßt sich aufgrund von Struktur (über weite Bereiche ausgeprägter Büten - Schlenkenkomplex, aber keine Uhrglasform) und Bewuchs (viele für Hochmoore charakteristische Pflanzen, im Randbereich Mineralbodenanzeiger) am ehesten als frühes Stadium eines Hochmoores einordnen (vgl. Strasburger 1978).

In diesem Moor finden sich alle drei in Mitteleuropa vorkommenden Sonnentauarten: *D.rotundifolia*, *D.intermedia*, *D.anglica* sowie *D.obovata*, der Hybrid aus *D.rotundifolia* und *D.anglica* (Hegi 1935). Die letzteren beiden sind hier sehr selten und werden daher für die weiteren Untersuchungen nicht berücksichtigt.

Das beschriebene Moor wird im weiteren Text als "Hauptmoor" bezeichnet, da fast alle Untersuchungen hier durchgeführt worden sind.

Hauptteil

A Morphologie der Pflanzen

1. Einleitung

Die äußere Gestalt dient den Biologen seit langem als Mittel zur Einordnung eines Organismus in das System der verwandschaftlichen Beziehungen und ermöglicht bei vielen Tier- und Pflanzengruppen eine ausreichend schnelle und klare Identifizierung einer gefundenen Art.

Nachstehend soll eine kurze Zusammenfassung der beschreibenden Literatur über die Morphologie der beiden untersuchten Sonnentauarten (Hegi 1935, Tutin 1968, Schmeil-Fitschen 1976, Oberdorfer 1977) wiedergegeben werden:

D. rotundifolia: Ausdauernde, krautige Pflanze mit bodenständiger Rosette; Blattform rund bis queroval, Blattgröße ohne Tentakel 5 - 8 mm, Blattstengel 15 - 30 mm, Blätter horizontal ausgerichtet oder leicht geneigt.

Blütenstengel entspringt scheinbar terminal, aber aus Blattachsel, Länge zwischen 4 und 30 cm, 6 - 10 weiße Blüten.

Testa (Samenhülle) netzartig und locker befestigt.

D. intermedia: Ausdauernde krautige Pflanze mit bodenständiger Rosette, Blattform verkehrt eiförmig, Blätter 7 - 10 mm lang und 3 - 5 mm breit (ohne Tentakel), Blattstengel 2.5 - 4 cm, Blätter aufrecht oder geneigt.

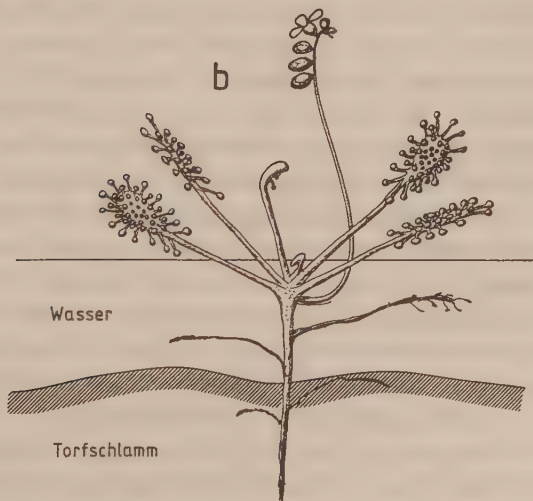
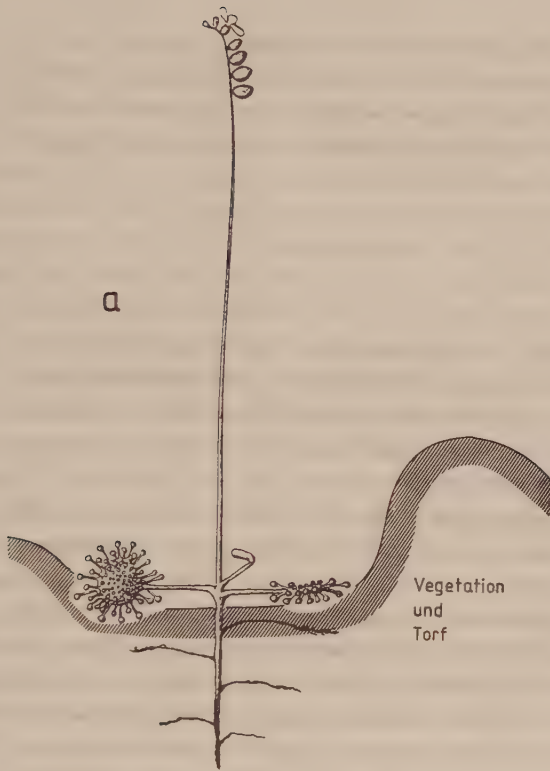
Blütenstengel entspringt seitlich aus Blattachsel, bogig aufsteigend, Länge zwischen 2 und 10 cm, 3 - 7 weiße Blüten.

Testa granulär und festanliegend.

Es gibt also genug bekannte Merkmale, um zumindest die erwachsenen Exemplare beider Arten auseinander halten zu können. Abb. 2 a und b verdeutlichen die Morphologie beider Arten und weisen außerdem auf die in Kapitel C (S.31f) genannten prinzipiellen Unterschiede im Mikrohabitat hin. Will man die ökologischen Konsequenzen aus der Pflanzengestalt und ihre Funktion für eine Nischentrennung untersuchen, reichen die genannten Charak-

Abb. 2:

Skizze typischer Habitat- und Habitus-eigenschaften bei *D. rotundifolia* (a) und *D. intermedia* (b) (näheres im Text).



teristika allerdings nicht aus. In den folgenden Abschnitten sollen daher verschiedene ökologisch relevante Parameter der Pflanzengestalt qualitativ und quantitativ genauer beschrieben werden, die im weiteren Verlauf der Arbeit besonders im Zusammenhang mit der Carnivorie von Bedeutung sein werden.

2. Methodik

Die Biomasse der Pflanzen (Trockengewicht) ließ sich bei beiden Arten anhand einer Eichkurve aus dem Produkt von Blattzahl und Rosettenradius sowie durch Addition des durchschnittlichen Gewichts der Früchte zum Zeitpunkt des Messens errechnen (Näheres zur Methodik siehe S.93 und Anlage 1).

Zur Messung der Blattform wurden von etwa 30 Pflanzen, die möglichst gleichmäßig über den gesamten vorkommenden Größenbereich verteilt sein sollten, Länge und Breite aller voll intakten (fangfähigen) Blätter gemessen. Messpunkte waren dabei die Spitzen der gestreckten randständigen Tentakel. Da die Tentakel bis in den Übergang von Blattspreite zu Blattstengel hinein ansetzen, wird bei dieser Messung die Länge der Blätter etwas überbetont. Die Form der Blattspreite ohne Tentakel ist bei beiden Arten etwas breiter. Als Fangfläche galt das Produkt aus Länge und Breite der Blätter (Zur Definition der Fangfläche siehe auch Anlage 1, S.479). Die Auswahl der Pflanzen ließ natürlich keinen Schluß zu über die allgemein geltenden Mittelwerte der einzelnen Parameter. Um eine solche Aussage zu ermöglichen wurden noch einmal 25 Individuen von *D.rotundifolia* und 38 von *D.intermedia* per Zufall ausgewählt und vermessen.

Die Winkelstellung der Blätter wurde mit Hilfe eines Computerprogramms (Näheres auf S.79f) aus je etwa 30 photographierten Pflanzen errechnet. Dabei wurde zunächst der mittlere Winkel zwischen der Horizontalen und dem Stengel aller Blätter für eine Pflanze errechnet und dann daraus die durchschnittlichen mittleren Winkel der beiden Sonnentauarten bestimmt und verglichen.

Um die Entwicklung der Fangfläche im Jahresverlauf verfolgen zu können, wurde die Gesamtfangfläche langfristig beobachteter Pflanzen (vgl. Kap.E) im Abstand von etwa zwei Wochen ermittelt. Die Ausmaße der Pflanze konnten hierzu ebenfalls aus Photos abge-

lesen und mit Hilfe einer Eichkurve (analog der Berechnung der Pflanzenbiomasse, s.S.92) umgesetzt werden.

Die Auswertung von Photos ist bei *D.rotundifolia* durch die üppigere Vegetation in diesem Mikrohabitat wesentlich erschwert. Da zu allen Messzeitpunkten immer dieselben Pflanzen verwendet werden sollten, wurden Photos, die messtechnisch nur wenig ergiebig waren, weggelassen. Die Zeitpunkte der Messungen sind für beide Arten daher nicht immer identisch. Die Zahl der auf diese Art verfolgten Pflanzen lag für *D.intermedia* bei 82, für *D.rotundifolia* bei 21.

Zur Untersuchung des Fruchthabitus wurden Zahl der Früchte, Länge des Stengels, Zahl der Samen und die Verteilung der Biomasse in vegetative und reproduktive Pflanzenteile zu einem Zeitpunkt gemessen, als die Früchte in voller Reife standen (Ende August). Auch hier wurden die Pflanzen so ausgewählt, daß sich eine möglichst gleichmäßige Verteilung hinsichtlich deren Größe ergab.

Die Investitionen der Pflanzen in vegetative und reproduktive Phasen wurden als Biomasseanteil der vegetativen (Blätter, Sproß, Wurzeln) und der reproduktiven Pflanzenteile (Früchte, Blütenstengel) bestimmt. Die Zahl der Samen pro Frucht wurde im Rahmen der Fütterversuche an beiden Arten gemessen (vgl. Anlage 1).

3. Ergebnisse

Wie an anderer Stelle noch gezeigt wird (S.27), haben die Individuen von *D.intermedia* in fast allen untersuchten Mooren eine höhere Biomasse als *D.rotundifolia*. Nur dort, wo *D.rotundifolia* die einzige vorkommende Sonnentauart ist, konnte gemessen werden, daß die Pflanzen dieser Art gleiche oder sogar höhere Biomassewerte erreichen als solche von *D.intermedia* aus anderen Mooren.

Die Ergebnisse der Blattmessungen sind in Tabelle 1 zusammengefasst. *D.intermedia* erreicht größere Blattlängen und *D.rotundifolia* größere Blattbreiten als die jeweils andere Art. Die durchschnittliche Fangfläche pro Blatt erwies sich jedoch für beide Arten als praktisch gleich.

Tab.1: Blattmaße von *D.rotundifolia* und *D.intermedia*.
 *1: zufällig ausgewählte Pflanzen, Standardfehler in
 Klammern. Stichprobenumfang bei *D.rotundifolia* 25,
 bei *D.intermedia* 38 Pflanzen. Näheres im Text.

	<i>D.rotundifolia</i>		<i>D.intermedia</i>
Kleinste Blattlänge (mm)	1.5		2.4
Größte Blattlänge (mm)	12.8		14.2
Kleinste Blattbreite (mm)	1.5		1.8
Größte Blattbreite (mm)	13.5		9.0
Durchschnittliche Fang- fläche pro Blatt (Länge x Breite; in mm ²)	65 (8)	*	62 (7)

Abb.3 zeigt die Regression zwischen Blattbreite und Blattlänge der beiden Sonnentauarten in logarithmischer Darstellung. Während die Punkte für *D.rotundifolia* ziemlich gleichmäßig um die gestrichelte Linie verteilt sind (alle Punkte auf dieser Linie haben gleiche Werte für Koordinate und Abszisse), und damit gleichmäßiges Wachstum von Länge und Breite der Blätter anzeigen, weichen die Punkte im Falle von *D.intermedia* besonders bei höheren Werten deutlich nach unten ab. Die Blattbreite wächst also bei dieser Art langsamer als die Blattlänge (negative Allometrie).

Die beiden Punkewolken liegen allerdings nur im Bereich der höheren Werte deutlich voneinander getrennt. Dies zeigt, daß kleine Blätter der beiden Arten von der Form her nicht voneinander zu unterscheiden sind, große dagegen sehr gut.

Die Blätter von *D.intermedia* zeigten sich als stärker nach oben orientiert als die von *D.rotundifolia*. Der durchschnittliche mittlere Winkel zwischen der Horizontalen und dem Blattstengel betrug:

bei *D.rot.*: $27.6 \text{ Grad} \pm 1.3 \text{ (SE)}$, N = 18,

bei *D.int.*: $35.5 \text{ Grad} \pm 1.2 \text{ (SE)}$, N = 30;

Der Unterschied ist signifikant für $p < 0.001$.

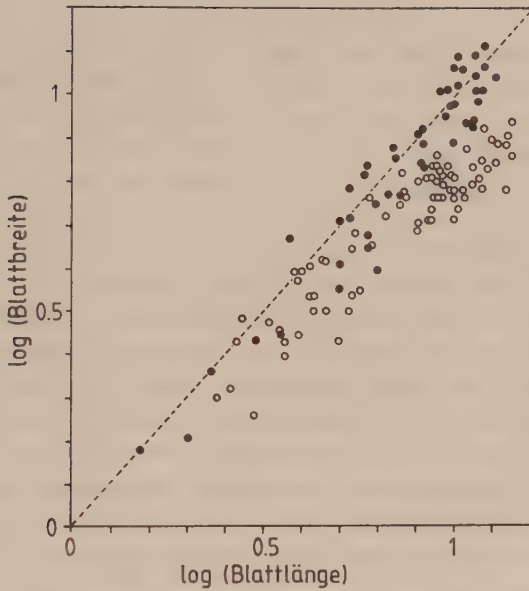


Abb.3: Das Verhältnis von Länge und Breite der Fangblätter bei *D. rotundifolia* (gefüllte Symbole) und *D. intermedia* (leere Symbole) in logarithmischer Darstellung. Ist die Länge gleich der Breite, so liegen die Punkte auf der gestrichelten Linie.

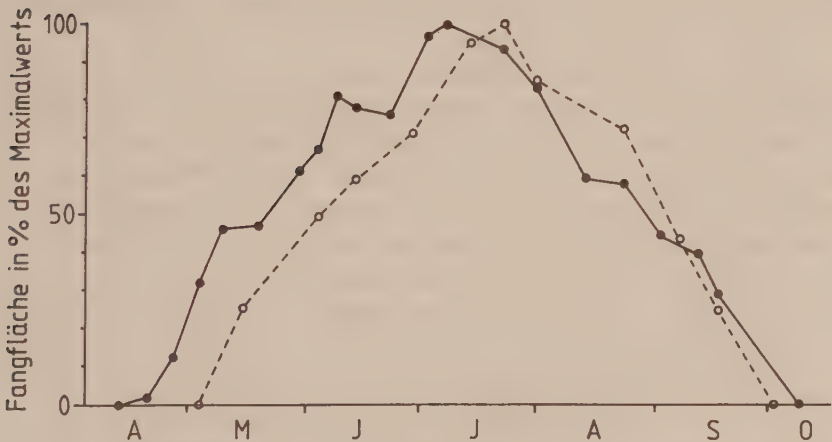


Abb.4: Entwicklung der Fangfläche in Prozent des Maximalwertes 1985 bei *D. rotundifolia* (Punkte und durchgezogene Linie) und *D. intermedia* (Kreise und gestrichelte Linie).

Abb.4 zeigt die Entwicklung der Fangfläche im Jahresverlauf 1985 für beide Arten. Um die Kurven besser vergleichen zu können, sind die Daten in Prozent des Maximalwertes dargestellt. Die durchschnittliche Fangfläche pro Pflanze liegt für *D.intermedia* etwa drei bis viermal höher als für *D.rotundifolia* (vgl.Tab 14, S.126).

Man kann erkennen, daß *D.rotundifolia* in der Entwicklung seiner Fangfläche durchgehend etwa 2 bis 3 Wochen vor *D.intermedia* liegt. Auch der Maximalwert wird entsprechend früher erreicht. Bemerkenswert ist, daß beide Kurven kein längeres Plateau zeigen. Der Aufbau der Fangfläche geht in der Mitte des Sommers praktisch nahtlos über in deren Abbau. Hierbei läßt sich kein deutlicher Vorsprung für eine der beiden Arten erkennen. Als Resultat bleibt, daß *D.rotundifolia* seine Fangfläche über einen längeren Zeitraum und auf einem höheren Niveau im Vergleich zum Maximalwert als *D.intermedia* entwickelt hält (vgl. Tab. 14, S.126).

Die Zahl der Früchte, die Länge des Blütenstengels sowie die Beziehung zwischen diesen beiden Parametern geht aus Abb.5 hervor. Sowohl Zahl der Früchte als auch Länge des Blütenstengels können bei *D.rotundifolia* wesentlich höhere Werte erreichen als bei *D.intermedia*. Eine Korrelation zwischen diesen Parametern ist für beide Sonnentauarten gleichermaßen nachweisbar:

D.rot.: $r = 0.94$, $p < 0.001$,

D.int.: $r = 0.85$; $p < 0.001$.

Die Steigung der linearen Regressionsgeraden (Zahl der Früchte: N; Länge der Stengel in cm) ist für *D.rotundifolia* jedoch signifikant steiler als für *D.intermedia* ($B = 1.78$ vs. 0.79 cm/Frucht; $p < 0.001$). In reifem Zustand ist ein Stengel mit einer bestimmten Anzahl von Früchten bei *D.rotundifolia* mehr als doppelt so lang wie bei *D.intermedia*.

Die Zahl der Samen pro Frucht liegt für beide Sonnentauarten etwa gleich hoch:

D.rot.: 47 ± 23 (SD), $N = 14$,

D.int.: 40 ± 26 (SD), $N = 20$.

Ein Unterschied läßt sich statistisch nicht nachweisen.

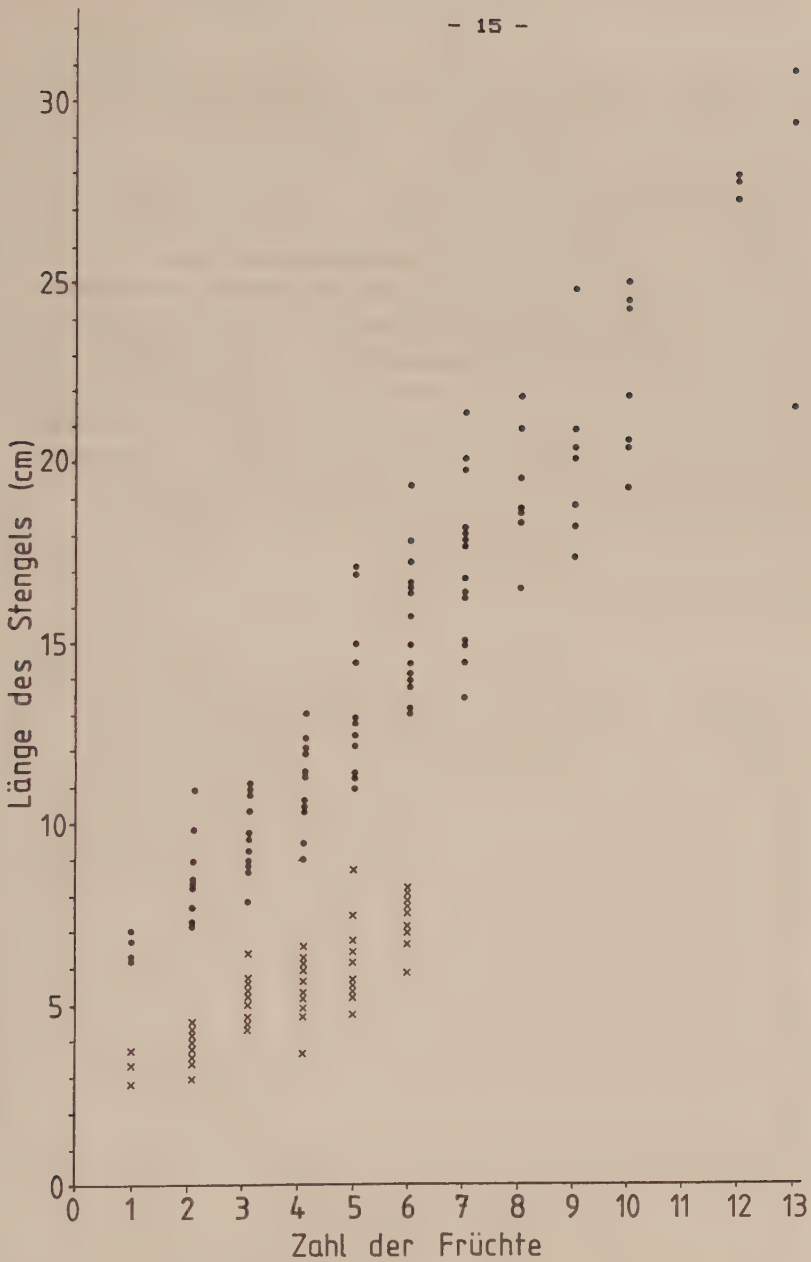


Abb. 5: Zusammenhang zwischen Fruchtezah! und Länge des Blütenstengels bei *D. rotundifolia* (Punkte) und *D. intermedia* (Kreuze).

Das durchschnittliche Gewicht einzelner Samen lag bei *D. intermedia* 2 bis 3 mal höher als bei *D. rotundifolia*:

D. rot.: $9.3 \mu\text{g} \pm 0.46 \text{ (SE)}$,

D. int.: $22.1 \mu\text{g} \pm 0.85 \text{ (SE)}$.

Demzufolge liegt auch das Samengewicht pro Frucht bei *D. intermedia* 2 bis 3 mal höher als bei *D. rotundifolia*.

Abb.6 zeigt den Biomasseanteil der reproduktiven Pflanzenteile (Samen, Fruchtkapsel, Blütenstengel) bei *D. rotundifolia* (a) und *D. intermedia* (b) in Abhängigkeit vom Gesamtgewicht der Pflanzen. Dabei sind nur solche Pflanzen berücksichtigt, die tatsächlich Früchte gebildet haben. Es fällt auf, daß der mittlere "reproduktive" Anteil (RA) an der Biomasse fruchttragender Pflanzen bei *D. rotundifolia* deutlich höher liegt als bei *D. intermedia* (siehe auch Pfeile in Abb.6):

D. rot.: $\text{RA} = 48.4 \% \pm 1.4 \text{ (SE)}$,

D. int.: $\text{RA} = 31.9 \% \pm 1.2 \text{ (SE)}$;

Der Unterschied ist signifikant mit $p < 0.001$.

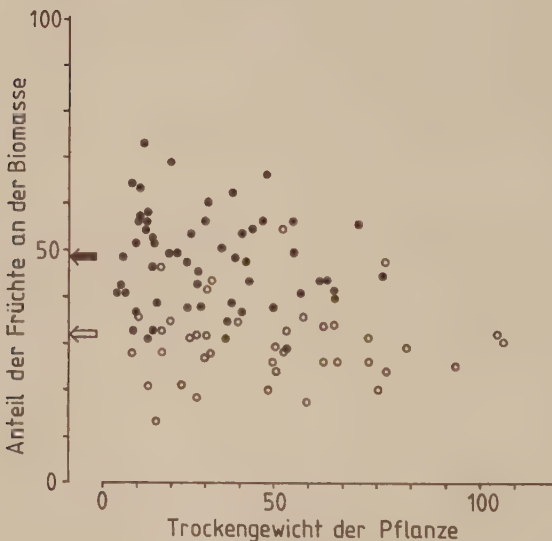


Abb.6: Anteil der für Reproduktionszwecke verwendeten Biomasse in Abhängigkeit von der Gesamtbiomasse der Pflanzen von *D. rotundifolia* (gefüllte Symbole) und *D. intermedia* (leere Symbole). Die Pfeile zeigen den jeweiligen Mittelwert an. Es sind nur fruchttragende Pflanzen berücksichtigt.

Bei keiner der beiden Arten läßt sich eine Korrelation zwischen der Gesamtbiomasse und deren "reproduktivem" Anteil feststellen. Bei beiden Arten steht demnach die Größe der Pflanzen in keinem Zusammenhang damit, welcher Anteil ihrer Biomasse zur Samenproduktion (mit allen Nebenkosten) aufgewendet wird, sobald die Entscheidung, überhaupt zu blühen, erst einmal gefallen ist.

Bezieht man die nicht-fruchtbildenden Pflanzen in die Berechnung mit ein, so ergeben sich zwar Korrelationen mit positiven Steigungen (B; Anteil der reproduktiven Biomasse in %; Gesamtbiomasse in mg):

D.rot.: $r = 0.37$, $B = 0.34$, $p < 0.001$,

D.int.: $r = 0.38$, $B = 0.23$, $p < 0.001$,

Diese beruhen aber einzig darauf, daß größere Pflanzen häufiger überhaupt Früchte bilden als kleine.

4. Diskussion

Hegi (1935) schreibt, daß *D.rotundifolia* in allen Teilen größer ist als *D.intermedia*, und auch in anderen Florenwerken werden einzelne Parameter von *D.rotundifolia*, z.B. Blattgröße und Länge des Blütenstengels als größer beschrieben. Was die Gesamtbiomasse einer Pflanze angeht, scheint es sich aber gerade umgekehrt zu verhalten, zumindest in solchen Mooren, wo beide Arten koexistieren: In allen von mir untersuchten Mooren ist die durchschnittliche Biomasse von *D.intermedia* deutlich größer als die von *D.rotundifolia* (vgl. Tab.3, S.27). Eine Ausnahme bilden Pflanzen von *D.rotundifolia* dort, wo nur diese Art allein vorkommt. Die maximale Biomasse pro Pflanze, die gefunden wurde, lag für beide Arten bei 124 mg Trockengewicht. Da *D.rotundifolia* aber wesentlich mehr Fangfläche pro eigener Biomasse aufbaut (s.S.127), kann leicht der optische Eindruck entstehen, diese Pflanze sei größer als eine gleichschwere der anderen Art.

Zumindest hinsichtlich der Länge des Blütenstengels und der Zahl der Früchte scheint *D.rotundifolia* allerdings tatsächlich die größere Potenz zu haben. Darauf weist auch der im Durchschnitt höhere Anteil reproduktiver Pflanzenteile an der Gesamtbiomasse bei dieser Art hin. Letzteres steht wohl in Relation zum sonstigen Reproduktionsverhalten: *D.intermedia* zeigt, im Ge-

gensatz zu *D.rotundifolia*, einen hohen Anteil von vegetativer Vermehrung (vgl.S.127) und ist daher auf die Früchteproduktion nicht so stark angewiesen.

Die Länge des Blütenstengels hat möglicherweise etwas mit der Methode zur Verbreitung der Samen zu tun: Die Samen von *D. rotundifolia* haben eine stark flügelartig ausgezogene Testa und scheinen, auch aufgrund ihres relativ geringen Gewichtes, zum Transport durch den Wind geeignet zu sein. Da es aber keine ausgesprochenen Flugsamen sind (wie z.B. der Löwenzahn), ist wahrscheinlich die Höhe, aus der sie freigesetzt werden, wesentlich für die zurückgelegte Entfernung: Je höher der Blütenstengel, desto weiter die Verbreitung.

Anders bei *D.intermedia*: Die genoppte Oberfläche dieser relativ schweren Samen sorgt möglicherweise für eine bessere Haftung an dem Oberflächenhäutchen des Wasser und könnte daher mitverantwortlich sein für ihre gute Schwimmfähigkeit. Bei dieser Art der Samenverbreitung auf der Wasseroberfläche ist aber ein hoher Blütenstengel eher von Nachteil: Ein aus großer Höhe herabfallender Samen könnte eher die Wasseroberfläche durchschlagen und wäre damit vom Weitertransport durch Schwimmen ausgeschlossen. Es genügt jedenfalls bei dieser Art völlig, wenn die Samen knapp oberhalb der Wasseroberfläche freigesetzt werden, und dafür reichen im allgemeinen wenige Zentimeter Stengellänge.

Die genoppte Oberfläche könnte allerdings auch den Zweck haben, daß die Samen besser an Tieren (Vögeln, Kleinsäugetern) haften und damit auf diese Weise verbreitet werden.

Interessant ist, daß beide Sonnentauarten beim Blattwachstum zunächst von sehr ähnlichen Formen ausgehen. Während bei *D.rotundifolia* das Verhältnis von Länge und Breite der Blätter beim Wachstum weitgehend gleich bleibt (isometrisches Wachstum), wächst bei *D.intermedia* die Blattlänge stärker als die Breite (allometrisches Wachstum). Letztendlich bildet bekanntlich *D.rotundifolia* mehr oder weniger rundliche, *D.intermedia* dagegen ausschließlich längliche Blätter, wenn die Pflanzen erwachsen sind. Daß längliche Blätter möglicherweise besser geeignet sind, größere Beutestücke zu verwerten als runde, wurde bereits erwähnt (vgl. Anlage 1).

Daß die Blätter von *D.intermedia* eher nach oben gestreckt sind als die von *D.rotundifolia* leuchtet ein, wenn

man das jeweilige Mikrohabitat betrachtet (vgl. Abb. 2). *D.intermedia* steht oft im Wasser und muß seine Blätter nach oben strecken, um die Insekten über dem Wasserspiegel erreichen zu können. *D.rotundifolia* dagegen kann seine Fangblätter auf das Substrat auflegen, ohne damit unter Wasser zu geraten. Dieses Auflegen der Blätter kann natürlich dazu führen, daß die Tentakel mit dem Substrat in Berührung kommen. Zumindest bei großen Blättern von *D.rotundifolia* kann man als spezielle Anpassung an diesen Umstand randständige Tentakel finden, die ein löffelförmiges Köpfchen haben und den Fangschleim nur halbseitig und nach oben gerichtet absondern (Lloyd 1942, Hegi 1935).

Der unterschiedliche Jahresverlauf der Fangflächenentwicklung ist möglicherweise eine Folge der klimatischen Bedingungen in den beiden Mikrohabitaten. Da es in der Nähe von *D.rotundifolia* während der Vegetationszeit im allgemeinen wärmer ist (vgl. S.40), dürften sich die dort ansässigen Pflanzen schneller entwickeln als die auf den Schlenkenstandorten. Da es wahrscheinlich auch im Herbst in den Bünten wärmer ist, sollte auch ein längeres Offenbleiben der Fangfläche von *D.rotundifolia* zu erwarten sein. Diese Wirkung könnte aber durch den Umstand gebremst werden, daß *D.rotundifolia* im Spätsommer einen größeren Anteil seiner Biomasse für Reproduktionszwecke einsetzt (vgl. Abb.6) und somit die Fangfläche eher reduzieren muß als *D.intermedia*.

Abb.7 zeigt zur Veranschaulichung hierzu die Fangflächenentwicklung einer einzelnen Pflanze von *D.rotundifolia* im Jahresverlauf im Zusammenhang mit der Blüten- und Früchteproduktion. Das Bild legt nahe, daß die reproduktive Investition eine große Anstrengung für diese Pflanze bedeutete und nur durch eine starke Reduktion der Fangfläche "bezahlt" werden konnte. Beim Summieren der Fangfläche vieler blühender und nicht-blühender Pflanzen ergibt sich so der Verlauf der Kurve in Abb.4.

Auf jeden Fall ist auch der zeitliche Unterschied in der Fangflächenentwicklung beider Arten ein möglicher Mechanismus zur Niscentrennung bezüglich des Parameters Beute. Zwei bis drei Wochen Unterschied kann hierbei durchaus bedeuten, daß die eine Sonnentauart ein Maximum besser ausnutzen kann als die andere. Die Fangleistungen bezüglich einiger Beutetiergruppen (z.B. Fig. 4b in Anlage 2) lassen derartig kurzfristige Schwankungen der

Beutetierpopulationen bzw. des für den Sonnentau erreichbaren Teils der Population (z.B. bei synchronisiertem Schlüpfen von Mückenlarven) als durchaus möglich erscheinen.

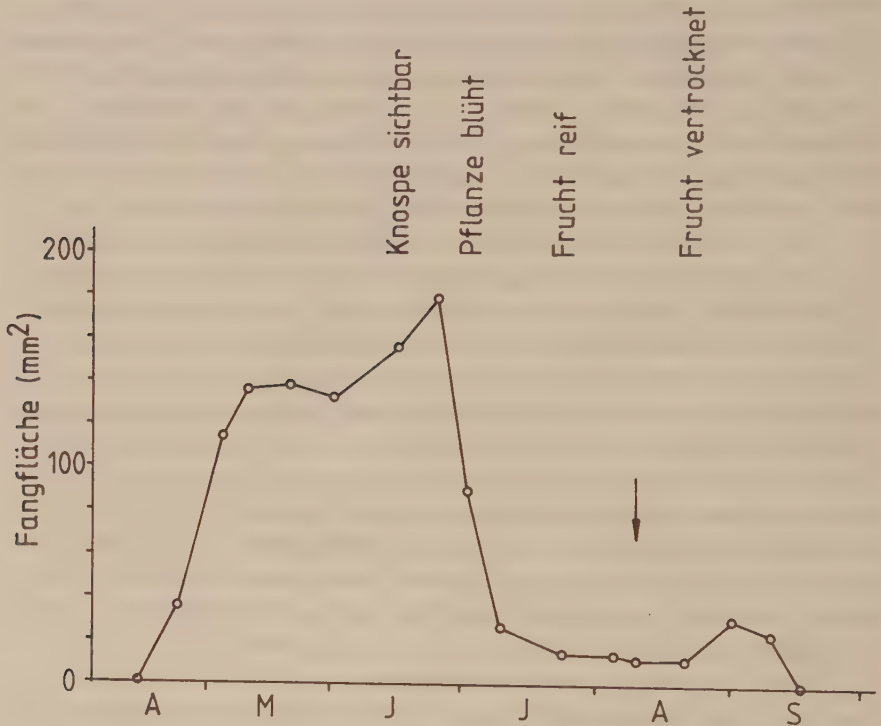


Abb.7: Fangflächenentwicklung einer einzelnen Pflanze von *D. rotundifolia* im Zusammenhang mit der Blüten- und Fruchtbildung. Der Pfeil zeigt den Zeitpunkt der Messungen für Abb.6 an.

B Größe und Verteilung der Populationen

1. Einleitung

Schon seit einiger Zeit wissen Pflanzensoziologen und Ökologen, daß *D.rotundifolia* und *D.intermedia* unterschiedliche Pflanzenassoziationen und Umweltbedingungen bevorzugen. *D.intermedia* gilt als Schlenken- und Niedermoorbewohner, *D.rotundifolia* als Bülden- und Hochmoorbewohner (Wilmanns 1978, Hegi 1935). Auch die Bewertung beider Arten als Zeigerpflanzen ist leicht unterschiedlich: *D.intermedia* wächst an Stellen mit mehr Licht, Wärme und Feuchtigkeit und einem eher "ozeanischem" Klima verglichen mit *D.rotundifolia* (Ellenberg 1974). Diese generell formulierten unterschiedlichen Bedürfnisse beider Arten und der mögliche Zusammenhang mit unterschiedlicher Carnivorie legten es nahe, die beiden benutzten Mikrohabitate sowie die Verteilung der Sonnentauarten auf diese Kleinlebensräume qualitativ und quantitativ zu untersuchen.

2. Verteilungsmuster und Dichte

Methodik und Ergebnisse zu Verteilungsmuster und Dichte beider Arten werden in Anlage 2 ausführlich beschrieben und sollen hier zusammengefaßt wiedergegeben werden:

Im Jahre 1984 wurden kreuz und quer über das Hauptmoor zwei Transekte gelegt mit einer Gesamtlänge von 270 m (vgl. Abb.1). Insgesamt ergaben sich 2700 Testflächen von 10 cm Länge und 4 cm Breite. Von jeder dieser Testflächen wurden Art und Individuenzahl des vorkommenden Sonnentaus notiert.

Auf einem etwa 20 m langen Transektabschnitt im Nordostteil des Moores wurde zusätzlich die relative Höhe des Pflanzenstandortes (gemessen als Abstand der Rosettenmittelpunkte von einer waagrecht gespannten Schnur) festgestellt.

Eine Messung des durchschnittlichen Trockengewichtes zufällig gewählter Individuen beider Arten ergab: *D.intermedia* hatte etwa dreimal soviel Biomasse pro Pflanze wie *D.rotundifolia*. Da aber die Individuenzahl von *D.rotundifolia* etwa dreimal größer war, lag die Gesamtbiomasse pro Fläche und damit

der "Erfolg" für beide Arten gleich hoch (etwas mehr als 1 Gramm pro m²).

Ein Aggregationsindex zeigte für beide Arten gleichermaßen ein deutlich geklumpstes Vorkommen, was sowohl an einem ähnlich gemusterten Vorkommen der benutzten Mikrohabitate liegen kann, als auch im Falle von *D.intermedia* an der ausgeprägten Neigung zur vegetativen Vermehrung durch Blattachselknospen.

Das horizontale Verteilungsmuster zeigte einen stark negativen Assoziationskoeffizienten. Dies bedeutet, daß die Pflanzen der einen Art in der unmittelbaren Nachbarschaft der jeweils anderen Art fehlten.

Abb.8 zeigt einen etwa 10 m langen Abschnitt des Transsekts auf dem Nordostteil des Hauptmoores, der zur Messung der Vertikalverteilung dienen sollte. Der obere Teil gibt das Profil (10-fach überhöht) und den Wasserstand in den Schlenken wieder. Der untere Teil zeigt die Zahl der in dem entsprechenden Abschnitt gefundenen Pflanzen beider Arten. Es wird deutlich, daß *D.rotundifolia* hauptsächlich auf den Bülten steht und *D.intermedia* die Ränder der Schlenken und das stehende Wasser bevorzugt.

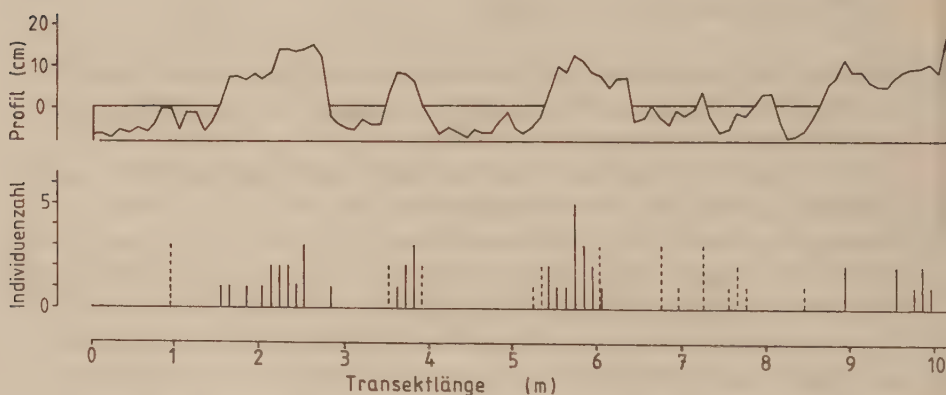


Abb.8: Sonnentaubesatz im Vergleich zum Bodenprofil. Gestrichelte Linien: *D.intermedia*. Durchgezogene Linien: *D.rotundifolia*. Das Profil ist zehnfach überhöht. Der eingezeichnete Wasserstand (30.7.84) entspricht etwa dem Durchschnitt.

Die aus diesen Daten errechnete mittlere Häufigkeit der Pflanzen bezüglich des Bodenprofils zeigt dementsprechend, daß *D. rotundifolia* deutlich höhere Bereiche des Bülden - Schlenken - Komplexes bewohnte als *D. intermedia* (vgl. Anlage 2, Fig.1). Die Differenz zwischen der mittleren Höhe beider Arten lag bei 7.5 cm.

3. Vergleich mit anderen Mooren

Es wäre natürlich denkbar, daß die beschriebene Höhenverteilung ein auf das untersuchte Moor beschränktes Phänomen ist. Im Jahre 1986 wurden daher mit einer erweiterten Messtechnik die Verhältnisse in mehreren Mooren miteinander verglichen.

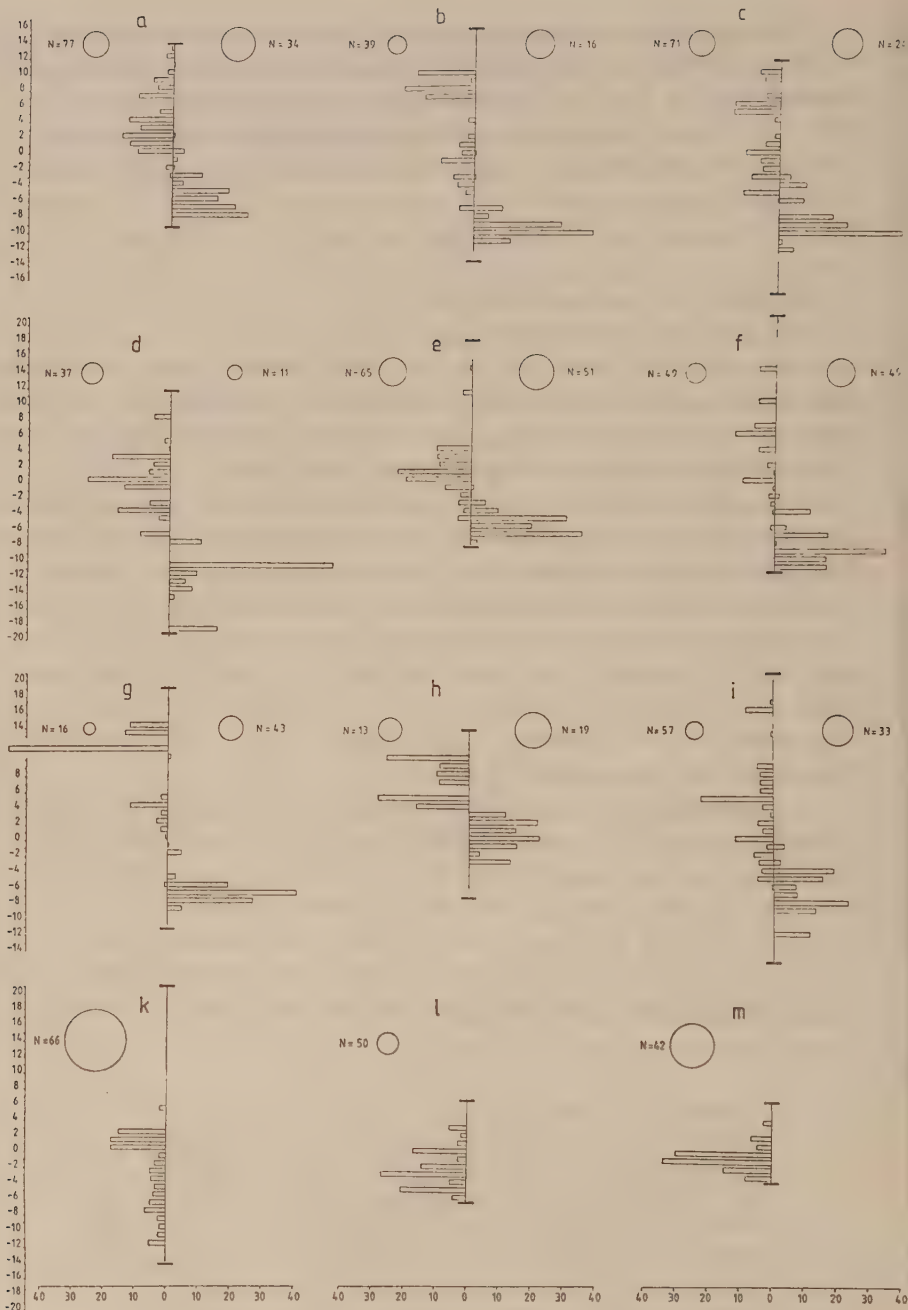
Das Prinzip der Transsektmessung blieb dabei das gleiche, jedoch wurden jetzt zusätzlich zur Individuenzahl und Höhe auch Rosettenradius, Blattzahl und Früchtezahl registriert. Damit wurde neben der Höhenverteilung der Individuen auch eine bezüglich der Biomasse messbar. Letztere Darstellung hat den Vorteil, daß kleine Pflanzen, die außerhalb des für ihre Art günstigen Bereichs wuchsen, nur ihrer meist recht kleinen Biomasse entsprechend bei der Auswertung zum Tragen kamen. Die Länge dieser Transekte betrug je etwa 20 m.

Die ausgewählten Moorflächen lagen zum Großteil nur wenige km vom Hauptmoor entfernt. Sofern nicht anders angegeben, liegen die Moore auf der Eggstätt-Hemhofer Seenplatte. Nur das Moor bei Bad Tölz war mit etwa 60 km Abstand weiter entfernt.

Abb.9 a bis m zeigen die Verteilung der Biomasse beider Sonnentauarten relativ zur Höhe in den verglichenen Mooren. Dabei wurde die gesamte Biomasse einer Pflanze rechnerisch auf die Höhe ihres Rosettenmittelpunkts gesetzt.

Abb.9: Prozentuale Biomasseverteilung der beiden Sonnentauarten in Abhängigkeit von der Höhe ihres Standortes (Rosettenmittelpunkt). *D. rotundifolia* ist nach links, *D. intermedia* nach rechts aufgetragen. Die Fläche der Kreise entspricht der Biomasse Sonnentau pro Bodenfläche (vgl. Tab.4). Die schwarzen Balken zeigen die höchste und die niedrigste vorkommende Höhenstufe. 0 auf der linksseitig aufgetragenen Höhenskala bezeichnet den Mittelwert der in diesem Moor vorkommenden Höhenstufen. Die Buchstaben a bis m bezeichnen die untersuchten Moore (a = Hauptmoor, näheres im Text).

Höhe des Standorts



Prozent der Gesamtbiomasse

Die Moore werden wie folgt bezeichnet:

- a = Hauptmoor. Das Gebiet, auf dem fast alle anderen Untersuchungen durchgeführt wurden (vgl. Abb.1).
- b = Schloßbergmoor. Ein ca. 50 - 100 m breites Verlandungsmoor mit Kontakt zum offenen Schloßbergsee.
- c = Westmoor. Ein völlig verlandetes Toteisloch von ca. 80 m Durchmesser. Es liegt etwa 100 m westlich des Hauptmoors.
- d = Hartseesüdufer. Eine etwa 50 m breite Verlandungszone des Hartsees.
- e = Thienemannweiher Ostufer. Fast vollständig verlandeter Tot-eiskrater (Durchmesser ca 150 m) bei Seon mit kleinem See in der Mitte.
- f = Zwischen den Lemberger Gumpen. Wenige Meter breites Verlandungsmoor.
- g = Zwischen Kesselsee und Schloßbergsee. Ein ca. 100 m breites Verlandungsmoor.
- h = Kautsee Nordufer. Etwa 20 m breite Verlandungszone mit sehr schütterem Schilfbestand.
- i = Gumpe östlich Thaler See. Große Verlandungszone, ca. 100 m Durchmesser.
- k = Moor bei Kläranlage Eggstätt. Stark degeneriertes Moor mit Torfstichen und Birkenbestand.
- l = Moor bei Bad Tölz. Leicht degeneriertes Hangmoor mit einigen von der Messtelle wenige Meter entfernten Birken, Torfstichen und Wegen.
- m = Blasse Westufer. Schmäler (5-10 m) teilweise mit buschförmigen Kiefern bewachsener Verlandungsstreifen.

Bei den Mooren a bis i kommen sowohl *D.rotundifolia* als auch *D.intermedia*, bei g bis i zusätzlich noch andere Sonnen-tautaxa vor. Die Moore k bis m wurden nur von *D.rotundifolia* besiedelt. Moore mit ausschließlichen Vorkommen von *D.intermedia* waren nicht dabei.

Alle Moore, auf denen beide Sonnentauarten gemeinsam vorkamen, zeigen ein ähnliches Bild der Höhenverteilung wie das Hauptmoor: *D.rotundifolia* bewohnt die oberen und *D.intermedia* die unteren Bereiche. Ein T-test bezüglich der Verteilung der Individuen zeigt in allen Fällen hochsignifikante Unterschiede ($p < 0.001$). Die Differenz der mittleren Aufenthaltshöhe beträgt zwischen 6 und 12.3 cm (Tab.2).

Tab.2: Vergleich der durchschnittlichen Standorthöhe (cm) von *D.rotundifolia* und *D.intermedia* in verschiedenen Mooren. Stichprobenumfang wie in Tab.3. Genaueres im Text.

	<i>D.rotundifolia</i>	<i>D.intermedia</i>	Diff.
(a) Hauptmoor	4.0	-4.1	8.1
(b) Schlossbergmoor	2.9	-4.7	7.6
(c) Westmoor	4.2	-7.7	11.9
(d) Hartsee Südufer	0.5	-11.8	12.3
(e) Thienemannweiher Ostufer	0.5	-5.5	6.0
(f) Zwischen den Lem- berger Gumpen	2.8	-7.4	10.2
(g) Zwischen Kessel- und Schlossbergsee	5.1	+ -5.8	10.9
(h) Kautsee Nordufer	6.6	+ 0.4	6.2
(i) Gumpel östlich Thaler See	2.5	+ -5.3	7.8
(k) Moor bei Kläranlage Eggstätt	-4.6	#	
(l) Moor bei Bad Tölz	-2.1	#	
(m) Blassesee Westufer	-0.7	#	

+ : Weitere Sonnentautaxa von Bedeutung vorhanden
(*D.anglica*, *D.obovata*).

: Nur *D.rotundifolia* vorhanden.
Stichprobenumfang wie in Tab.3

Ein Vergleich der durchschnittlichen Pflanzenbiomasse zeigt, daß *D.intermedia* durchwegs größer ist als *D.rotundifolia*. Die Differenz läßt sich auch in den meisten Fällen statistisch absichern (Tab.3).

Tab.3: Vergleich der durchschnittlichen individuellen Biomasse (mg TB) von *D.rotundifolia* und *D.intermedia* in verschiedenen Mooren. In Klammern die Zahl der untersuchten Pflanzen.

	<i>D.rotundifolia</i>	<i>D.intermedia</i>
(a) Hauptmoor	3.72 (77)	16.0 (34) *
(b) Schlossbergmoor	2.68 (39)	13.05 (18) *
(c) Westmoor	4.19 (70)	16.9 (24) *
(d) Hartsee Südufer	7.15 (37)	11.6 (11)
(e) Thienemannweiher Ostufer	5.03 (65)	10.89 (50) *
(f) Zwischen den Lemberger Gumpen	3.89 (49)	7.33 (49) *
(g) Zwischen Kessel- und Schlossbergsee	4.29 (16)	+ 6.26 (43)
(h) Kautsee Nordufer	18.12 (13)	+ 30.33 (19) *
(i) Gumpen östlich Thaler See	3.57 (57)	+ 16.2 (33) *
(k) Moor bei Kläranlage Eggstätt	28.18 (66)	#
(l) Moor bei Bad Tölz	4.62 (50)	#
(m) Blassees Westufer	14.10 (41)	#

+; Weitere Sonnentautaxa von Bedeutung vorhanden (*D.anglica*, *D.obovata*).

#; Nur *D.rotundifolia* vorhanden.

*; Unterschied signifikant mit $p < 0.05$.

Betrachtet man die Populationsdichten beider Arten, gemessen als Biomasse pro Fläche, so läßt sich statistisch kein Unterschied mehr verifizieren, obwohl in der Mehrzahl der Fälle der Wert für *D.intermedia* höher liegt (Tab.4).

Tab.4: Vergleich der durchschnittlichen Populationsdichte (mg TG pro 40 cm² Bodenfläche) von *D.rotundifolia* und *D.intermedia* in verschiedenen Mooren. Stichprobenumfang wie in Tab.3. Näheres im Text.

	<i>D.rotundifolia</i>		<i>D.intermedia</i>
(a) Hauptmoor	3.96		7.20
(b) Schlossbergmoor	1.47		3.33
(c) Westmoor	4.06		4.35
(d) Hartsee Südufer	2.89		1.48
(e) Thienemannweiher Ostufer	4.36		7.37
(f) Zwischen den Lemberger Gumpen	2.47		4.66
(g) Zwischen Kessel- und Schlossbergsee	0.91	+	3.55
(h) Kautsee Nordufer	3.37	+	8.09
(i) Gumpen östlich Thaler See	2.04	+	5.38
(k) Moor bei Kläranlage Eggstätt	23.80	#	0
(l) Moor bei Bad Tölz	2.89	#	0
(m) Blassesee Westufer	11.64	#	0

+: Weitere Sonnentautaxa von Bedeutung vorhanden
(*D.anglica*, *D.obovata*).

#: Nur *D.rotundifolia* vorhanden.
Stichprobenumfang wie in Tab.3

Vergleicht man die mittlere Biomasse aller Pflanzen von *D.rotundifolia* aus den drei Mooren k, l und m, wo nur diese Art lebt, mit der mittleren Biomasse derselben Art aus den einzelnen Mooren, in denen auch andere Sonnentauarten existieren (Moore a bis i), so findet man in jedem Fall eine nachweisbar höhere mittlere Individualgröße bei den allein existierenden. Die einzige Ausnahme bildet das Nordufer des Kautsees. Hier ergibt sich kein signifikanter Unterschied, allerdings ist der durchschnittliche Biomassewert für *D.rotundifolia* hier auch relativ wenig sicher, da der Stichprobenumfang nur 13 Pflanzen beträgt. Für die Beurteilung des Erfolges einer Pflanzenart ist aber die Populationsdichte wichtiger als die Individualgröße. Hier ergibt sich ein deutlicheres Bild: Die durchschnittliche Dichte von *D.rotundifolia* auf allen drei Mooren zusammen, wo nur diese Art allein vorkommt, ist immer signifikant größer als dort, wo auch *D.intermedia* wächst. Hier macht auch das Nordufer des Kautsees keine Ausnahme mehr.

Das Moor von Bad Tölz fällt bei den nur von *D.rotundifolia* bewohnten Mooren aus dem Rahmen. Die Pflanzen sind relativ klein und auch ihre Dichte liegt nicht über dem Schnitt ihrer Artgenossen, die das Moor mit *D.intermedia* teilen müssen. Die Beschaffenheit des Moores bietet hierfür keine offensichtliche Erklärung, allerdings wurden neben dem Bodenprofil keine Parameter des Mikrohabitats mitgemessen, die eventuell Größe und Dichte mitbeeinflussen könnten.

Diskussion

Was die Höhenverteilung von *D.intermedia* und *D.rotundifolia* in Mooren betrifft, wo beide Arten gemeinsam vorkommen, scheint es keinen Zweifel zu geben: Der Befund auf dem Hauptmoor hat generelle Gültigkeit.

Für die höhere Individualgröße und Populationsdichte bei den allein existierenden Pflanzen von *D.rotundifolia* ist fehlende Konkurrenz nicht die einzige Erklärungsmöglichkeit. Zumindest bei dem Moor in der Nähe der Eggstätter Kläranlage könnte auch Eutrophierung des Substrates infolge der fortgeschrittenen Degeneration eine Rolle spielen. Schließlich kann der Sonnentau auch

Nährstoffe mit seinen Wurzeln aufnehmen (Osterhuis 1927, Small et al. 1976).

Daß *D.intermedia* in diesem Moor nicht vorkommt, liegt höchstwahrscheinlich daran, daß die mikroklimatischen Bedürfnisse dieser Art hier nicht erfüllt werden können: Es gibt keinen offenen Wasserspiegel mehr und wegen eines reichen Birkenbestandes ist es weniger sonnig und warm. Ein Hinweis auf eine beginnende Austrocknung ist auch, daß die oberen Bereiche der Bülden im Gegensatz zu den intakten Mooren nicht einmal mehr sporadisch von *D.rotundifolia* bewohnt werden. Mit dem Wasserspiegel scheint auch der Verteilungsbereich beider Sonnentauarten abzusinken, wobei der Bereich der tiefer stehenden Art *D.intermedia* natürlich als erster verschwindet.

Anders ist die Situation am Westufer des Blassees und in dem nur leicht degenerierten Moor bei Bad Tölz. Der Höhenunterschied zwischen oberstem und unterstem Fundplatz (maximaler Bereich) des Sonnentaus ist hier sehr gering, ebenso wie der zwischen der obersten und untersten überhaupt vorkommenden Höhenstufe. Dies könnte bedeuten, daß in diesen zwei Mooren die Höhendifferenzierung zu gering ist, um die Mikrohabitate für beide Arten anzubieten, die ja durch unterschiedliche Höhen gekennzeichnet sind. Da hier die für *D.intermedia* typischen Schlenkenstandorte mit freiem Wasserspiegel fehlen, hat *D.rotundifolia* in diesem Fall fast den ganzen Verteilungsbereich eingenommen.

Vor allem beim Blassee könnte es sich um ein recht junges Moor handeln, da ein ausgeprägter Bülden-Schlenken-Komplex, der eher auf ein älteres, in Richtung Hochmoor tendierendes Entwicklungsstadium schließen läßt, hier nicht vorhanden ist. Auch die Schmalheit des Verlandungstreifens deutet in diese Richtung. Möglicherweise ist *D.rotundifolia* der Erstbesiedler einer relativ frisch entstandenen Moorfläche und *D.intermedia* wird erst nach einiger Zeit folgen, wenn ausgeprägtere Bülden-Schlenken-Komplexe einen adäquaten Kleinlebensraum bereitstellen. Allerdings ist für allgemeingültige Aussagen hierzu die Zahl der verglichenen Moorflächen noch zu klein.

C Das Mikrohabitat

1 Das Substrat

a) Einleitung

Aus der Betrachtung des Verteilungsmusters ergibt sich, daß die beiden Sonnentauarten tatsächlich verschiedene Mikrohabitate bewohnen. Bis jetzt ist aber außer dieser Tatsache nur bekannt, daß *D.intermedia* die unteren und *D.rotundifolia* die oberen Bereiche der hügeligen Mooroberfläche bevorzugt, daß es Überlappungsbereiche gibt und daß die mittleren Höhen beider Arten nur um wenige Zentimeter auseinanderliegen.

Um zu sehen, welche Unterschiede sich auf so kleinräumigen Distanzen in den Lebensbedingungen für beide Arten ergeben, sollte die Qualität der beiden Mikrohabitate näher untersucht werden. Ein wichtiger Punkt hierbei ist die Beschaffenheit des Substrats.

Die im folgenden beschriebenen Untersuchungen wurden im Hauptmoor durchgeführt.

b) Methodik

Bei der Untersuchung des Substrates der beiden Arten sollten biologische (Begleitvegetation), physikalische (spezifisches Gewicht, Trockengewicht, Wassergehalt) und chemische Parameter (Ionengehalt des Bodenwassers) bestimmt werden. Alle Messungen wurden zur Zeit der maximalen Pflanzenbiomasse durchgeführt (Juli / August 1986).

In allen Fällen wurde zunächst eine Schnur über 20 m Mooroberfläche gespannt und dann an den Punkten, an denen sich direkt unter der Schnur eine Sonnentaupflanze befand, der entsprechende Parameter gemessen bzw. eine Bodenprobe entnommen.

Für die Messung der Begleitvegetation wurde der Bedeckungsgrad aller Pflanzen in einem Umkreis von 10 cm Durchmesser um den Rosettenmittelpunkt der betreffenden Sonnentaupflanze in Prozent der Bodenfläche geschätzt. Wegen Mehrfachdeckung ist ein Gesamtdeckungsgrad von über 100 % möglich. Sonnentaufreie Plätze wurden übergangen.

Um die Gesamtbiomasse des Sonnentaus mit der aller anderen Pflanzen des Moores in Beziehung setzen zu können, wurden von 32 zufällig bestimmten Testflächen von je 40 cm², die über das gesamte Moor verteilt waren (hier wurde keine Transektmethode verwendet) sämtliche Pflanzen geerntet und getrocknet.

Die physikalischen und chemischen Parameter wurden aus je zehn 250 ml großen Bodenproben ermittelt, die direkt unter den Pflanzen beider Sonnentauarten entnommen wurden, die entlang eines Transektes zu finden waren. Der Abstand zwischen den Entnahmestellen betrug dabei jedoch mindestens 1 m. Um zu sehen, ob bestimmte Substrateigenschaften mit der Besiedlung durch den Sonnentau in Beziehung stehen, wurden jeweils weitere zehn Proben von Standorten entnommen, die für eine der beiden Sonnentauarten typisch erschienen, aber von ihr nicht besiedelt war. Insgesamt wurden also 40 Bodenproben genommen.

Das Bodensubstrat wurde in feuchtem Zustand gewogen, dann auf insgesamt 0.7 l Volumen in destilliertem Wasser aufgeschlämmt, abfiltriert, getrocknet und zur Berechnung von spezifischem Gewicht, Wassergehalt und Trockengewicht verwendet. Das Filtrat wurde im Labor des Tiergesundheitsdienstes Bayern e.V. (Grub) auf die wesentlichen Ionen untersucht. Die Ergebnisse wurden auf das ursprüngliche Wasservolumen der Bodenprobe umgerechnet, wobei freies und nicht freies Wasser aus praktischen Gründen gemeinsam veranschlagt werden mußten.

c) Ergebnisse

Die Begleitvegetation

Auf eine genaue Bestimmung der Arten wurde verzichtet, da nicht die Assoziation der Pflanzen, sondern nur deren Rolle bei der Definition des Mikrohabitats von Interesse war.

Der deutlichste Unterschied ergab sich hinsichtlich der vegetationsfreien Fläche: Fast 70 % des Bodens in der unmittelbaren Nähe von *D.intermedia* war frei von jeglicher Vegetation, wenn man von den im Wasser schwebenden Algen absieht (Tab.5). Bei *D.rotundifolia* besteht dagegen nur etwa 5 % der Bodenoberfläche aus nacktem, hier allerdings festem Torf. Umgekehrt verhält es

sich mit *Sphagnum*: Es bedeckt mehr als die Hälfte des Bodens bei *D.rotundifolia* und weniger als 5 % bei *D.intermedia*. Auch die kleinwüchsigen Ericaceen (meist *Vaccinium oxycoccus*, bis ca. 10 cm hoch) decken einen weitaus größeren Teil der Fläche bei *D.rotundifolia* ab. Die Gräser dagegen waren als einzige Pflanzengruppe in beiden Mikrohabitaten etwa gleich stark vertreten. Moose, die nicht zur Gattung *Sphagnum* gehören, sowie der Sumpfbärlapp (*Lycopodiella inundata*) sind zwar auch unterschiedlich verteilt, spielen aber aufgrund ihrer geringen Abundanz für die Beschaffenheit des Mikrohabitats wohl keine wesentliche Rolle.

Tab.5: Deckungsgrad an den Standorten von *D.rotundifolia* und *D.intermedia* in Prozent der Bodenoberfläche. Wegen Überlappungen ist ein Gesamtdeckungsgrad von über 100 % möglich.

	<i>D.rotundifolia</i>	<i>D.intermedia</i>
unbewachsener Torf- schlamm oder Wasser	5.4	68.9
Sonnentau (Eigendeckung)	7.1	19.6
Sphagnum	53.3	4.1
Gräser	25.2	* 21.1
Ericaceen	27.1	3.9
Andere Moose	8.1	0
Bärlapp	0	1.3

*: Unterschied nicht signifikant. Signifikanzschwelle liegt bei $p = 0.05$.

Die Eigendeckung durch den Sonnentau selbst ist deutlich verschieden: *D.intermedia* zeigt hier einen fast dreimal höheren Wert als *D.rotundifolia*. Wahrscheinlich ist dies zum Teil eine Folge der unterschiedlichen Individualgröße beider Arten (s.S.27): Die größeren Individuen von *D.intermedia* fallen hier natürlich entsprechend stärker ins Gewicht. Die Populationsdichte dürfte in diesem Punkt kaum eine Rolle spielen, da sonnentaufreie Bereiche bei der Datennahme nicht erfaßt wurden (siehe Methodik, S.31).

Die Messung der Gesamtbiomasse auf der Mooroberfläche (ohne

Bäume, mit Sonnentau) ergab einen Durchschnitt von 535 g Trockengewicht pro m² $\pm$ 12 % (SE), wobei die Biomasse der Pflanzen in unmittelbarer Nähe von *D.intermedia*, also wenn diese Art mit auf der Testfläche (ca. 80 cm²) stand, deutlich geringer war als in der Nähe von *D.rotundifolia*:

bei *D.rot.*: 145 g/m² $\pm$ 8.2 % (SE),

bei *D.int.*: 743 g/m² $\pm$ 21.5 % (SE).

Der Unterschied ist signifikant mit $p < 0.001$.

Beide Sonnentauarten haben je etwa ein viertel Prozent Anteil an der Gesamtbiomasse des Moores, bezüglich ihrer unmittelbaren Umgebung jedoch ist *D.intermedia* mit 0.97 % stärker beteiligt als *D.rotundifolia* mit 0.17 %.

Ganz allgemein kann man also sagen, daß der Lebensraum von *D.rotundifolia* stärker von anderen Pflanzen geprägt erscheint als der von *D.intermedia*.

Physikalische Eigenschaften

Wie die Begleitvegetation, so zeigten auch die physikalischen Eigenschaften des Substrates deutliche Unterschiede zwischen den beiden Sonnentauarten (Tab.6): Der Wassergehalt und damit auch das spezifische Gewicht des Bodenmaterials ist bei von *D.intermedia* bewachsenen Standorten um ein vielfaches höher als bei *D.rotundifolia*. Das Trockengewicht der Bodenproben zeigt hingegen keinen nachweisbaren Unterschied. Der hohe Wassergehalt (90 Vol-%) läßt in dem Torfschlamm bei *D.intermedia* mit Sicherheit wesentlich weniger gasgefüllte Hohlräume in der Bodenstruktur zu als bei dem lockeren und zum Großteil noch lebenden Moosboden der *D.rotundifolia* - Standorte. Eine direkte Messung des Porenvolumens war wegen der Beeinträchtigung der Struktur der Proben bei der Entnahme nicht möglich.

Die Absolutwerte dieser Messungen sind sicherlich nur für die betreffenden Wetterverhältnisse spezifisch. Nach starken Niederschlägen ist ein anderer Wassergehalt des Bodens zu erwarten als nach längerem trockenen Wetter. Die gemessenen Unterschiede lassen sich jedoch im wesentlichen auf die vom Wetter unabhängige Substratstruktur zurückführen, so daß an deren Signifikanz kaum zu zweifeln ist.

Tab.6: Bodenparameter und Wasseranalysen von Standorten von *D.rotundifolia* und *D.intermedia*.

	bei <i>D.rotundifolia</i> -typischen Standorten				bei <i>D.intermedia</i> -typischen Standorten	
	mit <i>D.rot.</i>	ohne <i>D.rot.</i>			mit <i>D.int.</i>	ohne <i>D.int.</i>
Spezifisches Gewicht	0.206	**	0.162	++	0.902	0.845
Trockengewicht (g/l)	19.2		21.7		14.8	22.8
Wassergehalt (Gewichts-%)	90.3	**	85.1	++	97.8	97.0
Wassergehalt (Volumen-%)	18.4	**	12.8	++	90.4	89.3
Leitfähigkeit (Mikrosiemens)	50.7	*	143.2		20.8	21.7
Kalzium (mg/l)	1.30		0.0		1.30	0.38
Nitrat (mg/l)	nn	*	1.99	+	0.176	* 0.81
Nitrit (mg/l)	nn		nn		0.094	0.020
Ammonium (mg/l)	0.47		0.74		0.138	0.230
Gesamtphosphat (mg/l)	0.408		1.643	+	0.793	0.568
Chlorid (mg/l)	2.19		1.15		1.83	1.53
Eisen (mg/l)	0.23		0.27		0.54	0.61
Kalium (mg/l)	0.027		0.057		0.008	0.006
Natrium (mg/l)	0.019		0.039		0.005	0.002

+: Unterschiede zwischen Standorten mit *D.intermedia* bzw. *D.rotundifolia* signifikant mit $p < 0.05$ (+: $p < 0.01$).

*: Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Standorten der jeweils gleichen Art signifikant mit $p < 0.05$ (**: $p < 0.01$).

Chemische Eigenschaften

Der pH - Wert war an den Standorten beider Sonnentauarten niedrig und statistisch nicht unterscheidbar:

bei *D.int.*: $\text{pH} = 4.52 \pm 0.12$ (SE),

bei *D.rot.*: $\text{pH} = 4.34 \pm 0.02$ (SE);

Die Leitfähigkeit des Bodenwassers war in der Nähe von beiden Sonnentauarten erwartungsgemäß gering. Die einzigen nachweisbaren Unterschiede zwischen den chemischen Bodendaten der Standorte mit *D.rotundifolia* und *D.intermedia* zeigten die Werte für Nitrat und Phosphat. Beide Ionen waren im Bodenwasser unter *D.intermedia* stärker konzentriert als unter *D.rotundifolia*.

Vergleich besiedelter und unbesiedelter Flächen

Bei den besiedelten und unbesiedelten Flächen von *D.intermedia*-typischen Standorten ergeben sich außer bezüglich des Nitratgehaltes keinerlei Hinweise auf Unterschiede.

Anders bei *D.rotundifolia*. Unbesiedelte aber als art-typisch eingeschätzte Stellen erscheinen allgemein trockener. Geringerer Wassergehalt, geringeres spezifisches Gewicht und eine höhere Leitfähigkeit des Bodenwassers weisen in diese Richtung (Tab.6). Ebenso wie bei *D.intermedia* weisen auch im Falle von *D.rotundifolia* die unbesiedelten Standorte einen nachweislich höheren Nitratgehalt auf als die besiedelten.

d) Diskussion

Die Messungen der Bodenparameter geben natürlich nur einen unvollständigen Einblick in die Bedingungen der Mikrohabitate. Wie bereits angedeutet, dürften die meisten der Parameter vom Wetter beeinflussbar sein. Vor allem trifft das auf die Ionenkonzentrationen zu. Ein heftiger Regenschauer kann z.B. sicherlich die gefundenen Differenzen schnell verwischen. Die Messungen wurden nach einigen Tagen schönen Wetters durchgeführt und zeigen somit

eher die Verhältnisse, wie sie zeitweise auftreten können und nicht die, unter denen die Pflanzen ständig leben müssen.

Es ist auch bekannt, daß durch mechanische Beeinträchtigung der Sphagneten sich die Ionenkonzentration im umgebenden Wasser stark ändern kann (Gieß & Lötschert 1973). Dies wäre eine weitere Möglichkeit für Artefakte, auch weil *Sphagnum* hauptsächlich im Mikrohabitat von *D. rotundifolia* vorkam (vgl. Tab.5). Stehendes Wasser zu Analyse Zwecken war aber aus den Büten nicht zu gewinnen.

Trotz dieser Einschränkungen lassen sich einige Rückschlüsse auf die allgemeinen Lebensbedingungen der beiden Arten ziehen.

Die Unterschiede in den physikalischen Parametern zwischen *D. intermedia*- und *D. rotundifolia*-Standorten kann man wohl vor allem durch die starke Verbindung dieses Mikrohabitats mit dem Wasserspiegel erklären (vgl. S.22). Der Wasserstand kann zwar wetterbedingt um einige cm schwanken, erreicht aber nur sehr selten Standorte von *D. rotundifolia*. Es verwundert nicht, daß der Schlamm Boden unter stehendem Wasser über 90 % Wassergehalt aufweist. Das daraus ableitbare geringe Porenvolumen hat unmittelbare Konsequenzen für die hier lebenden Pflanzen, zumal auch ein Gasaustausch mit der durch das Wasser abgetrennten Atmosphäre kaum stattfinden kann (Die anaeroben Verhältnisse führen dazu, daß viele Moorpflanzen Flachwurzler sind; vgl. S.5).

Das Problem mit der Sauerstoffversorgung der unteren Pflanzenteile stellt sich für *D. rotundifolia* wahrscheinlich in geringerem Maße, da durch die relativ lockere und luftige Struktur eher ein Gasaustausch im Substrat möglich ist. Dennoch haben beide Sonnentauarten typische Anpassungen an anaerobe Bedingungen: Ihre Wurzeln sind mit Luftkammern zum Transport von Sauerstoff versehen (vgl. S.5).

Da die Konzentration etlicher Ionen hart an der Nachweisgrenze lag, bisweilen sogar immer darunter (z.B. Sulfid), muß man mit einer erhöhten Messunsicherheit rechnen. Dennoch läßt sich im Falle der Gesamtphosphat- und der Nitratkonzentration eine signifikant höhere Konzentration bei den von *D. rotundifolia* bewohnten Standorten feststellen im Vergleich mit den von *D. intermedia* bewohnten. Es gäbe durchaus eine Erklärung für die höhere Konzentration der Ionen bei Standorten von *D. rotundifolia*: Die schwammartige und aufgelockerte Struktur der Büten-

vegetation ist, wie erwähnt, wahrscheinlich eher in der Lage, Wasser zu verdunsten als die glatte Wasseroberfläche bei *D.intermedia*. Demnach würden sich auch dort die wenigen im Wasser enthaltenen Ionen stärker anreichern. Es kann aber auch sein, daß diese Anreicherung nur in den Büten messbar ist, weil eben diese schwammartige Bodenstruktur eine Rückverteilung der konzentrierten Ionen durch Wasserbewegung ausschließt (vgl. auch S.46).

Was die Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten, aber arttypisch erscheinenden Standorten betrifft, ergibt sich ein prinzipielles Problem dadurch, daß durch bloßen Augenschein nicht mit Sicherheit entschieden werden kann, ob ein Standort tatsächlich potentiell von einer der beiden Sonnentauarten besiedelt werden könnte. Besonders die starken physikalischen Unterschiede bei *D.rotundifolia* lassen eher den Schluß zu, daß die als arttypisch eingestuften Areale eigentlich schon zu trocken für den Sonnentau waren. Im Falle von *D.intermedia* ist wegen des gleichförmigen Aufbaus des Mikrohabitats "Schlenke" ein solcher Artefakt weit weniger wahrscheinlich. Hier finden sich aber auch kaum Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Flächen.

Immerhin zeigt sich bei beiden Arten, daß in den tatsächlich besiedelten Arealen die Nitratkonzentration im Bodenwasser signifikant niedriger liegt. Es wäre zwar denkbar, daß der Sonnentau mit seiner Fähigkeit, Mineralien auch mit seinem spärlichen Wurzelwerk aufzunehmen (Small et al. 1976), diesen Unterschied bewerkstelligt, aber wegen der genannten Einschränkung kann ein solcher Zusammenhang keineswegs als erwiesen gelten.

Einem denkbaren düngenden Einfluß des Sonnentaus auf sein Mikrohabitat, z.B. durch herabfallende Beuteteile, läuft dieser Befund allerdings sehr entgegen.

3. Das Mikroklima

a) Einleitung

Die deutlichen Differenzen hinsichtlich physikalischer (v.a. Wasserspiegel) und biologischer Parameter (Pflanzenzusammensetzung) lassen auch wichtige Unterschiede im Mikroklima an den Standorten der zwei Sonnentauarten erwarten. Wie bereits erwähnt, gelten *D.intermedia* und *D.rotundifolia* auch bezüglich des Klimas als unterschiedlich anspruchsvoll. Messungen von Luftfeuchtigkeit, Lichtverhältnissen und der Temperatur, letzteres bei verschiedenen Witterungsverhältnissen, sowie des Temperaturverlaufs über 32 Stunden sollten Informationen geben über den klimatischen Charakter der beiden Mikrohabitate.

b) Methodik

Die Lufttemperatur wurde an mehreren Tagen unter verschiedenen Wetterbedingungen jeweils zur Mittagszeit (zwischen 12 und 14 Uhr) gemessen. Als Messinstrument diente ein elektronisches Thermometer mit sehr dünner Sonde, das in unmittelbare Nähe der Pflanzen gehalten wurde, ohne diese zu berühren. Die Messgenauigkeit lag bei $\pm 1^{\circ}\text{C}$.

Ein Höhenprofil des Temperaturverlaufs an einem Tag mit voller Sonne sollte außerdem Aufschluß geben über Art und Ort der Absorption der Wärmestrahlung. Bei je 5 verschiedenen Pflanzen der beiden Sonnentauarten wurde dazu die Temperatur der Luft in verschiedenen Höhen über der Bodenoberfläche, sowie die Temperatur des Bodens selbst in verschiedener Tiefe mit der erwähnten Sonde gemessen. Die Höhe 0 bedeutet hierbei den ersten leichten Kontakt der Sondenspitze mit dem Substrat (Boden- bzw. Wasseroberfläche).

Die Luftfeuchtigkeit wurde an einem Tag mit voller Sonneneinstrahlung ebenfalls mit einer Sonde in unmittelbarer Nähe des Sonnentaus gemessen.

Zur Bestimmung der Lichtverhältnisse diente eine kreisförmige Photozelle (ca. 4 cm Durchmesser), die direkt auf die Rosetten gelegt wurde. Die eventuell beiseite gedrängte Vegetation

wurde vor der Messung wieder in die ursprüngliche Lage gebracht. Der jeweilige gemessene Luxwert wurde in Relation gesetzt zu dem Lichtangebot direkt über der Vegetationsschicht und gibt somit den relativen Lichtgenuß wieder.

Alle Mikroklimamessungen wurden anhand der schon beschriebenen Transektmethode durchgeführt, um einen subjektiven Einfluß auf die Auswahl der gemessenen Mikrohabitate auszuschließen.

Die Zahl der Messungen lag bezüglich des Temperaturhöhenprofils bei je 5 pro Höhe für beide Sonnentauarten, bei den allgemeinen Temperaturmessungen und der Bestimmung von Luftfeuchtigkeit und relativem Lichtgenuss bei je etwa 30 pro Sonnentauart und Messtag.

Die Messung des Temperaturverlaufs bei *D.rotundifolia* und *D.intermedia* über 32 Stunden hinweg führten zwei Studentinnen im August 1986 im Rahmen des kleinen ökologischen Praktikums durch. In unmittelbarer Nähe von je zwei typischen Individuen beider Arten wurden Temperatursonden fest installiert und deren Daten simultan alle 15 Minuten registriert. Diese Messungen wurden auf einem dem Hauptmoor sehr ähnlichen Areal (Thienemannweiher Ostufer, vgl. S.25) durchgeführt.

b) Ergebnisse

Temperatur

Abb.10 zeigt die Temperaturschichtung von Luft und Substrat in Abhängigkeit von der Höhe relativ zur Substratoberfläche, gemessen in insgesamt 5 typischen Mikrohabitaten der beiden Arten an einem wolkenlosen Tag im Juli 1986 um 2 Uhr nachmittags. Fast überall sind signifikante Unterschiede zwischen den Werten in beiden Mikrohabitaten festzustellen. Bei *D.rotundifolia* war es vom tiefsten Punkt (10 cm unter der Oberfläche) bis 2 cm Höhe immer nachweislich wärmer als bei *D.intermedia*. An der Oberfläche selbst (Wasser bzw. *Sphagnum*) war die Differenz mit 7.5 °C am größten. In 5 cm Höhe war kein Unterschied festzustellen, wohl aber in 10 cm Höhe, diesmal aber mit einem Plus für *D.intermedia*. In 1 m Höhe ist der Einfluß der verschiedenen Mikroklimabereiche erwartungsgemäß nicht mehr messbar. Der für

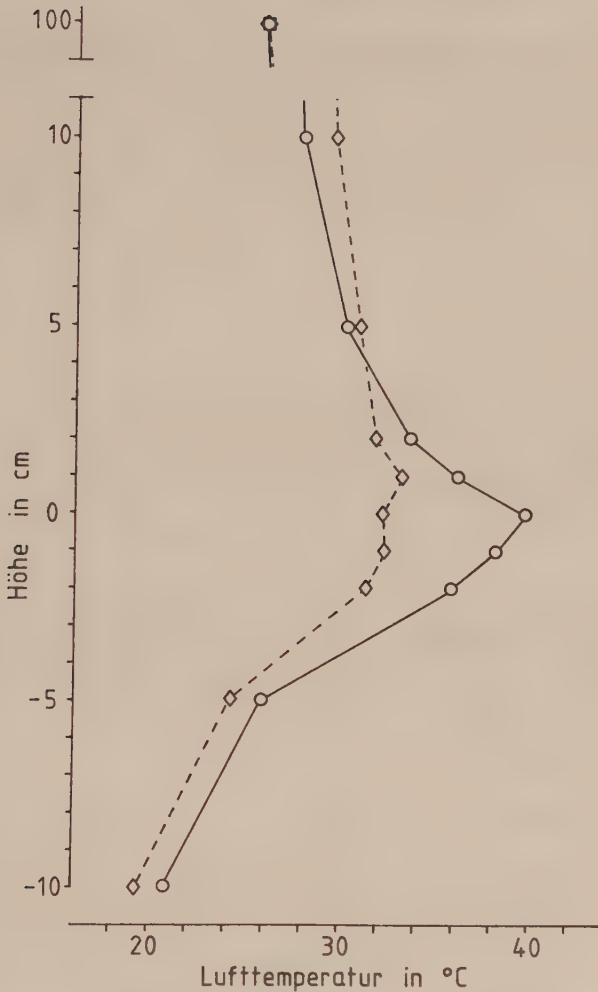


Abb.10: Temperaturprofil in Bodennähe bei voller Sonnenbestrahlung um 2 Uhr nachmittags am 17.7.1986. Kreise und durchgezogene Linien: Mikrohabitat von *D. rotundifolia*. Rauten und gestrichelte Linien: Mikrohabitat von *D. intermedia*. Es ist jeweils der Mittelwert von 5 Messungen angegeben.

die beiden Sonnentauarten bedeutsame Höhenbereich liegt etwa zwischen -5 und +5 cm, wenn man von den evtl. längeren Blütenstengeln (vgl. S.15) absieht.

Auch die Temperaturmessungen bei verschiedenen Witterungsbedingungen ergaben jeweils deutliche Unterschiede zwischen den beiden Mikrohabitaten (Tab.7). An allen fünf Messtagen lag die Mittagstemperatur der Luft in unmittelbarer Nähe der Pflanzen (1 cm Höhe) bei *D.rotundifolia* höher als bei *D.intermedia*, selbst bei 100 % Bewölkung des Himmels und leichtem Nieselregen (28.6.1985).

Tab.7: Vergleich der Lufttemperaturen an 5 verschiedenen Tagen in 1 m Höhe und in unmittelbarer Umgebung der beiden Sonnentauarten. In allen Fällen ist der Temperaturunterschied zwischen *D.rotundifolia* und *D.intermedia* signifikant ($p < 0.001$). In Klammern die Standardabweichungen.

Datum	Wetter	1 m Höhe	Bei <i>D.rot.</i> (SA)	Bei <i>D.int.</i> (SA)
28.6.1985	bedeckt, leichter Regen	13.3	17.4 (2.0)	15.6 (1.1)
3.7.1985	20 % Bewölkung	22.2	36.4 (4.8)	29.9 (2.3)
8.7.1985	10 % Bewölkung, dunstig	22.3	34.1 (2.6)	29.6 (1.6)
14.7.1985	wolkenlos	31.3	45.7 (2.3)	36.8 (3.1)
17.12.1985	20 % Bewölkung, kein Schnee	6.0	6.5 (0.8)	4.5 (1.1)

SA: Standardabweichungen.

Je höher die allgemeine Lufttemperatur war (gemessen in 1 m Höhe über dem Moor), desto höher war auch die Differenz zwischen den beiden Mikrohabitaten (Abb.11).

Die lineare Korrelation zwischen diesen beiden Parametern ist signifikant:

$$r = 0.93, N = 5; p < 0.01.$$

Der höchste im Einzelfall gemessene Temperaturwert lag im Hauptmoor für *D.intermedia* bei 37.5 °C, für *D.rotundifolia* bei 51 °C.

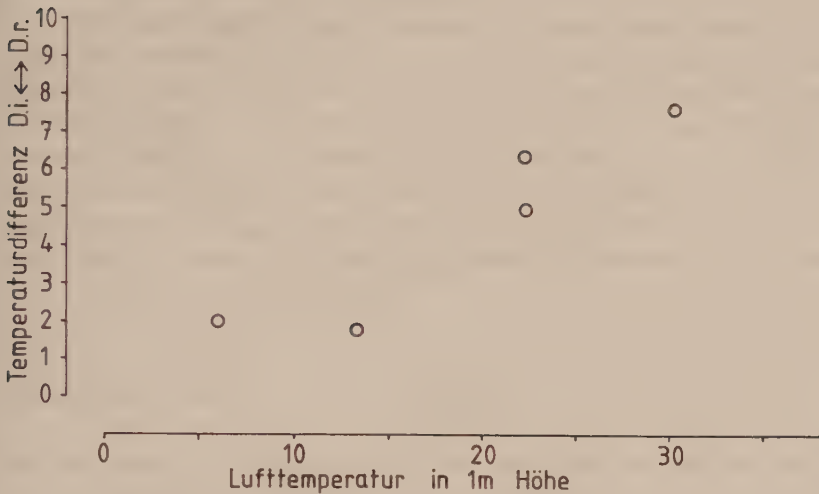


Abb.11: Zusammenhang der Lufttemperatur in 1 m Höhe über der Mooroberfläche mit der Temperaturdifferenz zwischen der unmittelbaren Umgebung von *D.rotundifolia* und *D.intermedia* (näheres siehe Text).

Die Messung des Temperaturverlaufs über 32 Stunden wurde am 4. und 5. August 1986 durchgeführt (Abb.12). Am ersten Tag war der Himmel wolkenlos und die Einstrahlung damit sehr hoch und relativ gleichmäßig. Die Maximalwerte betrugen bei *D.rotundifolia* 54 °C, bei *D.intermedia* 42.5 °C. Sie lagen also in beiden Fällen noch höher als die auf dem Hauptmoor gemessenen. Fast den ganzen Tag über blieb eine große Differenz (ca. 10 °C) zwischen den beiden Mikrohabitaten erhalten. Ab etwa 9 Uhr nachts (sternenklarer Himmel) bis 7 Uhr morgens war es dann bei *D.intermedia* konstant wärmer, allerdings nur um ca. 1 °C. Am folgenden Tag war der Himmel aufgelockert bewölkt, was die Temperaturkurven bei beiden Pflanzen in Abhängigkeit von der Strahlungsintensität stark schwanken ließ. Außerdem liegen beide Kurven auf niedrigerem Niveau als am Vortag. Die Richtung der Temperaturdifferenz ist jedoch gleich.

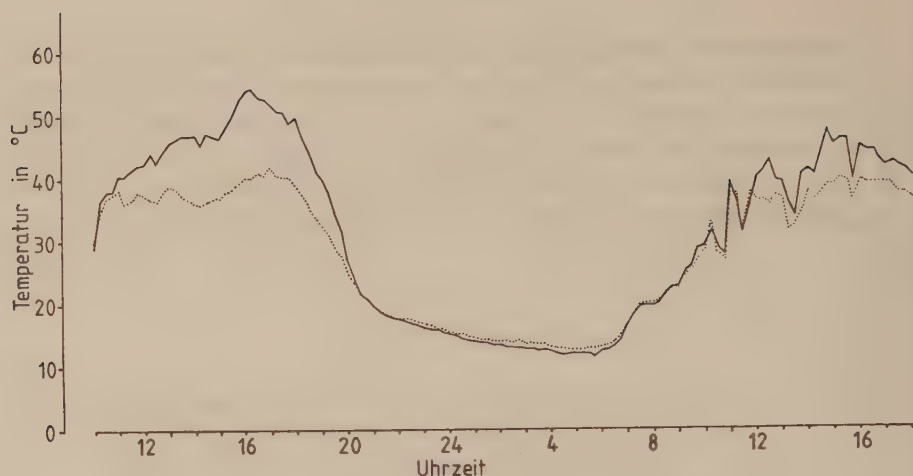


Abb.12: Temperaturverlauf in unmittelbarer Nähe des Sonnentaus im Laufe von 32 Stunden, gemessen am 4. und 5. August 1986. Durchgezogene Linie: *D. rotundifolia*, gepunktete Linie: *D. intermedia*.

Die parallel laufende Messung an zwei anderen Vertretern der beiden Sonnentauarten in der Nähe (ca. 1-2 m entfernt) ergab ein fast identisches Bild.

Strahlung

Der relative Lichtgenuss ist der Anteil der über der Vegetationsschicht vorhandenen Lichtstrahlung, der bis zur betreffenden Pflanze vordringt (Larcher 1976). Er lag für *D. intermedia* signifikant höher als für *D. rotundifolia* ($p < 0.05$):

bei *D. rot.*: $67 \% \pm 3.5$ (SE),

bei *D. int.*: $77 \% \pm 2.2$ (SE).

Bei *D. intermedia* wird über die Reflexion an der Wasseroberfläche die Pflanze oft auch von unten bestrahlt. Diese Strahlung wurde nicht mitgemessen, daher dürfte der tatsächliche relative Lichtgenuss für diese Art sogar noch etwas höher liegen.

Die Abschirmung des Sonnentaus vor dem vollen Sonnenlicht erfolgt ausschließlich durch andere Pflanzen. Da diese sich im Laufe der Vegetationszeit durch Wachstum verändern, kann auch der relative Lichtgenuß beider Arten mit der Zeit schwanken. Der prinzipielle Unterschied zwischen *D.rotundifolia* und *D.intermedia* dürfte sich jedoch kaum abschwächen. Da *D.rotundifolia* gegen Ende der Vegetationszeit in vielen Fällen von *Sphagnum* überwachsen wird, ist sogar eher damit zu rechnen, daß sich zu dieser Zeit der Unterschied zugunsten von *D.intermedia* noch verstärkt.

Luftfeuchtigkeit

Die relative Luftfeuchtigkeit wurde an einem Tag mit wolkenlosem Himmel und Windstille zur Mittagszeit gemessen. Sie betrug

in 1 m Höhe: $42.3 \% \pm 0.7$ (SE),

bei *D.int.*: $45.5 \% \pm 1.0$ (SE),

bei *D.rot.*: $53.1 \% \pm 1.1$ (SE).

Der Unterschied zwischen den beiden Mikrohabitaten und zwischen dem *D.rotundifolia* - Standort und dem Wert in 1 m Höhe war deutlich (in beiden Fällen ist $p < 0.001$), während sich zwischen dem Wert am *D.intermedia* - Standort und in 1 m Höhe keine Differenz nachweisen ließ.

Da die Luftfeuchtigkeit nur an einem Tag und unter bestimmten Wetterbedingungen gemessen wurde, können diese Daten nicht repräsentativ sein für die gesamte Vegetationszeit. Sie lassen aber Schlüsse zu über den Luftaustausch in den beiden Mikrohabitaten (siehe Diskussion).

Diskussion

Alle gemessenen Parameter des Mikroklimas zeigen also deutliche Unterschiede zwischen den Standorten von *D.rotundifolia* und *D.intermedia*.

Die von *D.rotundifolia* bewachsenen Büten haben sowohl höhere Tages- als auch niedrigere Nachtwerte bezüglich der Temperatur. Den Grund hierfür liefert vermutlich das Substrat: Ähnlich

wie in großklimatischen Dimensionen dämpft die hohe Wärmekapazität von Wasser Temperaturwechsel ab. Wasser ist aber, wie schon gezeigt, in weitaus größerer Menge im Mikrohabitat von *D.intermedia* vorhanden, sehr oft sogar in Form eines freien Wasserspiegels.

Da bei *D.intermedia* ein höherer Anteil der Gesamtstrahlung bis zu den Pflanzen vordringt, müsste man eigentlich hier auch die höheren Temperaturen erwarten. Einige Umstände bewirken jedoch, daß dies nicht zutrifft:

Zum einen ist die Differenz des relativen Lichtgenusses zwischen beiden Sonnentauarten nicht sehr groß (10 % der Gesamtstrahlung), zum anderen wird die Energie auf sehr unterschiedliche Weise absorbiert und verteilt. Das Substrat bei *D.rotundifolia* wirkt wie ein Schwamm, so daß das im Moos festgehaltene Wasser zwar Wärme aufnehmen, aber nicht zirkulieren und damit auch nicht die Wärme transportieren kann (Die Wärmeleitfähigkeit von Wasser ist sehr gering). Es bleibt daher bei einer lokalen Aufheizung der Substratoberfläche und deren unmittelbarer Umgebung.

Anders ist es in den Schlenken: Ein höherer Teil der Strahlung wird durch Reflexion vom Wasser zurückgeworfen und geht, zumindest was die unmittelbare Substratoberfläche betrifft, verloren. Der vom Wasser absorbierte Anteil kann durch Wärmekonvektion in der einige Zentimeter dicken Wasserschicht relativ weiträumig verteilt werden.

Es ist auch bekannt, daß Pflanzen besonders stark infrarote Wärmestrahlung absorbieren (über 97 % der Wellenlängen über 7 μ). Sie verhalten sich diesbezüglich wie schwarze Körper (Larcher 1976). Pflanzen sind aber generell in den Schlenken nur dürftig vertreten, während in den Büten fast das gesamte dem Licht ausgesetzte Substrat aus lebenden Pflanzen besteht (vgl. S.33). Falls die Pflanzen tatsächlich Infrarotstrahlung stärker absorbieren als z.B. der nackte Torfboden, dann wäre auch dies ein möglicher Grund für die höheren Temperaturen auf den Büten.

Und schließlich ist es möglich, daß der geringe Pflanzenbewuchs in den Schlenken einen besseren Luftaustausch und damit auch einen schnelleren Abtransport der Wärme zulässt.

Eine Erscheinung wäre noch zu klären: In 10 cm Höhe zeigte sich die Temperatur über den Schlenken deutlich höher als über

den Bülden. Diese Messungen beruhen zwar nur auf je 5 zufällig ausgewählten Pflanzenstandorten pro Sonnentauart, an der statistischen Signifikanz ist jedoch nicht zu zweifeln ($p < 0.001$). In dieser Höhe sind von allen Pflanzenteilen praktisch nur noch die langen Blätter der Gräser zu finden. Diese sind aber in beiden Mikrohabitaten gleich stark vertreten (s.S.33, Tab.5). Da in den Schlenken ein Teil der einfallenden Strahlung, wie erwähnt, von der Wasseroberfläche reflektiert wird, müssten die dort stehenden Gräser in höherem Maß bestrahlt werden und damit mehr Energie absorbieren als solche, die auf Bülden stehen. Ob dieser denkbare Effekt zur Erklärung des Temperaturunterschiedes in 10 cm Höhe ausreicht, muß allerdings dahingestellt bleiben.

Auch was die Luftfeuchtigkeit betrifft, ist man zunächst geneigt, bei *D.intermedia* wegen der offenen Wasserfläche einen höheren Wert zu erwarten. Daß es sich genau umgekehrt verhält, hat zwei mögliche Gründe: Eine hochstrukturierte und wassergesättigte Oberfläche, wie sie in den Bülden vorherrscht, hat mehr Berührungsfläche mit aufnahmefähiger Luft und dürfte daher eine höhere Verdunstungsleistung zeigen. (Der dabei zwangsläufig auftretende größere Abkühlungseffekt reicht aber offensichtlich nicht aus, um den Temperaturunterschied zu annullieren (vgl.S.42, Tab.7)). Zum zweiten ist der Luftaustausch über den Schlenken, wie erwähnt, sicherlich besser als über den Bülden, wo wesentlich mehr Vegetation zu finden ist. Dementsprechend zeigt auch die zum Austausch zur Verfügung stehende Luft in 1 m Höhe über der Mooroberfläche keinen Unterschied im Feuchtigkeitsgehalt im Vergleich zu der direkt über den Schlenken, wohl aber zu der direkt über den Bülden.

Die umfangreiche Vegetation auf den Bülden ist sicher auch der Grund, warum weniger Licht bis zu *D.rotundifolia* gelangen kann.

Was haben diese kleinklimatischen Unterschiede für eine direkte Bedeutung für den Sonnentau?

Der wichtigste Faktor ist hier sicher die Temperatur. Mit 10 Grad Temperaturerhöhung verdoppelt sich ungefähr die Geschwindigkeit enzymatisch gesteuerter Stoffwechselprozesse und damit z.B. die Atmung der Pflanzen, solange keine Denaturierung stattfindet (Lehninger 1979). Solche Temperaturdiskrepanzen zwischen *D.ro-*

tundifolia und *D.intermedia* werden durchaus erreicht. Auch verlangt eine potentielle Maximaltemperatur von über 50 °C bei *D.rotundifolia* vielleicht eine anders angepasste Enzymausstattung gegenüber den etwa 40 °C bei *D.intermedia*.

Temperaturen von 50 °C können bereits die Photosynthese und andere biochemische Vorgänge irreversibel schädigen (Alexandrov 1964). Da die Temperaturen berührungsfrei gemessen wurden, wäre es durchaus denkbar, daß die tatsächlichen Werte des Pflanzenkörpers gelegentlich noch etwas höher liegen. Auch wenn die Konvertierung des Temperaturunterschiedes in der Nacht mit in Betracht gezogen wird (die Differenz ist hier ja nur klein), kann man sagen, daß *D.rotundifolia* höhere Wärmewerte tolerieren können muß.

Allerdings machen nicht nur die Maximalwerte, sondern auch starke Schwankungen in der Temperatur das Leben auf den Bülden besonders anpassungsbedürftig. Zumindest was die Temperaturverhältnisse betrifft, haben wir tatsächlich in dem Bülden - Schlenken - Komplex eine Art kontinentales und ozeanisches Klima auf kleinstem Raum nebeneinander.

Pflanzen können sich natürlich auch an große Temperaturschwankungsbereiche adaptieren. Es ist sogar bekannt, daß Pflanzen, die normalerweise starken Temperaturschwankungen ausgesetzt sind, Entwicklungshemmungen und Funktionsausfälle zeigen, wenn sie bei einer konstanten Temperatur gehalten werden, die dem Durchschnittswert der Schwankungen entspricht (Odum 1980). Für den Fall, daß solche Anpassungen auch für den Sonnentau zutreffen, würde das bedeuten, daß nicht nur *D.intermedia* wegen der starken Temperaturschwankungen das Habitat von *D.rotundifolia* meiden sollte, sondern auch daß umgekehrt *D.rotundifolia* durch die ausgeglicheneren Temperaturen in den Schlenken gegenüber *D.intermedia* in Nachteil geraten könnte.

Was die Notwendigkeit des Lichts für die Photosynthese betrifft, dürfte der Unterschied des relativen Lichtgenusses bei den zwei Sonnentauarten kaum von Bedeutung sein. Beide erhalten im Durchschnitt wahrscheinlich mehr Licht, als sie zur Photosynthese verwerten können.

Es ist bekannt, daß vom Sonnentau ständig ein Vorrat an Stärke in den Blättern gehalten wird. Im Falle eines Tierfanges wird diese Stärke innerhalb kurzer Zeit verbraucht, aber nach der

Verdauung auch schnell wieder ergänzt (Ruschmann 1914). Diese Art der Vorratshaltung dient also wohl eher dem möglichst schnellen Umsatz eines Beutetieres als der Energievorsorge für sonnenlichtarme Zeiten.

Man kann jedoch auch beobachten, daß manche Pflanzen von *D.rotundifolia* davon bedroht sind, von schnellwüchsigen *Sphagnum* überwachsen und so vom Licht abgeschnitten zu werden (vgl. Anlage 1). Insofern könnte zumindest zeitweise das Licht bei dieser Art zum Mangelfaktor werden.

Bei *D.intermedia* besteht zwar die Gefahr, daß vor allem kleine Pflanzen das ganze Jahr unter Wasser leben müssen, hinsichtlich der erhaltenen Strahlenmenge dürfte dies aber wegen des großen Lichtangebots über den Schlenken kaum ins Gewicht fallen.

Die Messung der Luftfeuchtigkeit in den beiden Mikrohabitaten ist, wie erwähnt, zu wenig repräsentativ, um die Bedeutung dieses Faktors für die Pflanzen bewerten zu können.

Der wichtigste Klimafaktor in den beiden Mikrohabitaten scheint aufgrund der vorliegenden Daten der Parameter Temperatur zu sein.

D Die Carnivorie

1. Fütterversuche zur Bedeutung der Beute

a) Einleitung

Als limitierenden Faktor bezeichnet man in der ökologie einen Umwelteinfluß, der Größe, Wachstum und Verbreitung einer Population zeitlich oder räumlich auf dominierende Weise bestimmt bzw. einschränkt. Charakteristisch ist daher, daß die Population zunimmt, wenn der limitierende Faktor verbessert wird.

Nachdem in Laborversuchen schon vor langer Zeit gezeigt werden konnte, daß Tiernahrung für den Sonnentau vorteilhaft sein kann (vgl. Einleitung, S.1), war es von Interesse, nachzuprüfen, ob diese Wirkung auch in der natürlichen Umgebung der Pflanzen zum Tragen kommt. Wenn der Fangerfolg tatsächlich einen limitierenden Faktor für den Sonnentau darstellen sollte, so müßten gefütterte Pflanzen größer werden und eine höhere Reproduktions-tätigkeit zeigen. Zur Beantwortung dieser Frage wurden Fütterversuche im Freiland durchgeführt und die gefütterten Pflanzen über mehrere Jahre hinweg beobachtet und vermessen.

b) Methodik und Ergebnisse des ersten Beobachtungsjahres

Zunächst soll eine Zusammenfassung gegeben werden über die Methodik der Fütterversuche und die Ergebnisse des ersten Beobachtungsjahres, wie sie in Anlage 1 ausführlicher beschrieben sind.

Die Versuche wurden bei beiden Arten mit je vier direkt nebeneinander liegenden Gruppen von Pflanzen durchgeführt, an die über die ganze Vegetationsperiode hinweg verschiedene Mengen an adulten Taufliegen (*Drosophila melanogaster*) verfüttert wurden, und zwar zusätzlich zu dem, was die Pflanzen selbst fingen. Eine der vier Gruppen diente dabei als Kontrolle und erhielt keinerlei Zusatzfutter. Die Menge der verfütterten Beute wurde dabei so gewählt, daß sie im Bereich der natürlich vorkommenden Fangaktivität der Pflanzen lag.

Beide Sonnentauarten zeigten nach der Fütterung eine deut-

liche Biomassezunahme, sowohl was die Messungen an der Sommerpflanze als auch an der Winterknospe betrifft. Sie produzierten auch mehr Blätter, Fangfläche, Blüten und Samen. Die Zunahme der Biomasse betrug ein Vielfaches der verfütterten Beute. Dieser "Düngeeffekt" weist darauf hin, daß der Mineraliengehalt und nicht der Energiegehalt der für die Pflanzen entscheidende Teil der Beutetiere ist. Die starke Reaktion beider Sonnentauarten beweist, daß die Beute im Freiland tatsächlich ein limitierender Faktor ist.

D. rotundifolia und *D. intermedia* zeigten starke Unterschiede in Ausmaß und Qualität ihrer Reaktionen: *D. rotundifolia* produzierte weniger Biomasse pro ursprünglich verfütterter Beute als *D. intermedia*. Diese Tatsache deckt sich mit dem Befund aus weiteren Fütterversuchen (näheres siehe "Ameiseneffekt", S.58f), daß nur etwa ein Drittel der auf die *D. rotundifolia* - Pflanzen aufgebrachten Taufliegen am nächsten Tag noch auf den Fangblättern zu finden war, während bei *D. intermedia* dieser Anteil fast 100 % betrug. Betrachtet man nur die nach einem Tag noch verbliebenen Tiere als verwertbar, und berücksichtigt also nur diesen Teil der Beute, dann reagieren beide Arten auf das Zusatzfutter gleich stark. Auf die Rolle der plündernden Ameisen in diesem Zusammenhang soll im nächsten Kapitel ausführlicher eingegangen werden.

Auffallend war bei den Fütterversuchen auch, daß nur *D. intermedia* bei vegetativer Vermehrung zu beobachten war, während selbst die am stärksten gefütterten Pflanzen von *D. rotundifolia* sich ausschließlich in Form von Samenbildung reproduktiv betätigten.

Bei keiner der beiden Sonnentauarten konnte ein Effekt der Fütterungen auf die Überlebensrate statistisch nachgewiesen werden: Bei *D. intermedia* starb keine einzige der beobachteten Pflanzen, während bei *D. rotundifolia* nur bei der Kontrollgruppe (ungefütterte Pflanzen) etliche Individuen (25 %) im nächsten Jahr nicht mehr auftauchten. Da die gefütterten Exemplare alle überlebten, legt dies allerdings eine positive Wirkung des Futters auf die Überlebensrate bei *D. rotundifolia* nahe.

c) Ergebnisse weiterer Beobachtungsjahre

Es wäre natürlich auch von Interesse, zu sehen, ob sich die starken Reaktionen der Pflanzen beider Sonnentauarten, die man als deutliche Fitnessgewinne einstufen muß, auch noch in den folgenden Jahren bemerkbar machen. Immerhin könnten die Pflanzen die Möglichkeit haben, die durch das Futter erlangten Fitnessvorteile auf dem Weg über die Winterrosette noch ins nächste Jahr oder sogar über noch längere Zeit zu transportieren. Um dies zu überprüfen, wurden die 1984 (*D.intermedia*) bzw. 1985 (*D.rotundifolia*) gefütterten Pflanzen in den folgenden Jahren ohne nochmalige Fütterung weiter beobachtet.

Tab. 8 und 9 zeigen die Korrelationskoeffizienten und die Steigung der Regression zwischen der Füttermenge und den gemessenen Parametern für beide Sonnentauarten im Jahr der Fütterung und in den folgenden Jahren. Die Höhe der Pflanzen (Rosettenmittelpunkte) relativ zur Substratoberfläche (nicht nur eine Folge des Längenwachstums, vgl. S.123f) wurde jeweils erst im Jahr nach der Fütterung zum ersten Mal gemessen. Zur Veranschaulichung sind die Steigungen der vier wichtigsten Pflanzenparameter (Biomasse, Samenproduktion, Anteil blühender und knospender Pflanzen) in Abb.13 gegen die Zeit aufgetragen. Die Steigung der genannten Regressionen kann als Maß für die Stärke der jeweiligen Reaktion gelten.

Was das generelle Ausmaß dieser Reaktionen betrifft, werden die Messungen des ersten Beobachtungsjahres im folgenden Jahr voll bestätigt: Der Düngeeffekt ist bei *D.intermedia* weiterhin um ein Mehrfaches ausgeprägter als bei *D.rotundifolia*. Umgekehrt und wie schon im ersten Jahr, zeigen gefütterte *D.rotundifolia* auch in den weiteren Beobachtungsjahren eine stärker steigende Neigung zu Blühen als gefütterte *D.intermedia*. Auch blieb die vegetative Vermehrung während der gesamten Beobachtungszeit auf *D.intermedia* beschränkt.

Abgesehen von einer leichten Verstärkung des Füttereffekts bei *D.intermedia* im zweiten Beobachtungsjahr bei vier gemessenen Parametern (Biomasse, Blattzahl, Fangfläche und Samenproduktion), werden die Reaktionen im Laufe der Jahre bei beiden Arten deutlich schwächer. Im vierten Beobachtungsjahr ist für *D.intermedia* nur noch hinsichtlich der Höhe der Pflanzen rela-

tiv zur Bodenoberfläche eine Reaktion nachweisbar. Für *D. rotundifolia* liegen hierzu noch keine Daten vor.

Tab.8: Die Reaktion von *D. intermedia* auf Zusatzfütterung mit *Drosophila melanogaster*, gemessen über vier Jahre und dargestellt als Korrelation zwischen der Futtermenge (mg TB) und den Pflanzeigenschaften.

	1984#	1985	1986	1987	
Trockengewicht Sommer (mg)	0.52* 6.5 38	0.57* 7.1 55	0.25* 1.6 60	0.18 0.8 45	r b N
Trockengewicht Winter (mg)	0.63* 2.54 99	0.32* 0.88 75	0.29* 0.44 80	0.15 0.20 76	r b N
Blattzahl	0.51* 0.81 38	0.57* 1.37 55	0.30 0.28 60	0.04 0.03 45	r b N
Rosettenradius (cm)	0.49* 0.27 38	0.35* 0.13 55	0.22* 0.06 60	0.08 0.02 45	r b N
Fangfläche (cm ²)	0.53* 0.89 38	0.55* 1.05 55	0.28* 0.26 60	0.14 0.10 45	r b N
Höhe relativ zur Boden- oberfläche (cm)	-- -- 86	0.56* 0.29 86	0.37* 0.13 81	0.36* 0.15 69	r b N
Samen pro blühender Pflanze	0.54* 27 38	0.51* 29 69	0.16 5 84	0.05 1 41	r b N
Anteil blühender Pflanzen (%)	0.93* 5.0 4	0.91* 4.3 4	0.94* 4.0 4	0.26 0.2 4	r b N
Anteil knospender Pflanzen (%)	0.91* 6.6 4	0.91* 4.3 4	0 0 4	0 0 4	r b N

#: das Jahr der Fütterung,
r: Korrelationskoeffizient,
b: Steigung der Regressionsgeraden,
N: Stichprobenumfang
*: Regression ist signifikant ($p < 0.05$).

Tab.9: Die Reaktion von *D.rotundifolia* auf Zusatzfütterung mit *Drosophila melanogaster*, gemessen über drei Jahre und dargestellt als Korrelation zwischen der Futtermenge (mg TG) und den Pflanzeigenschaften.

	1985*	1986	1987	
Trockengewicht Sommer (mg)	0.54* 2.6 98	0.48* 2.4 143	0.25* 0.75 44	r b N
Trockengewicht Winter (mg)	0.62* 0.78 77	0.20* 0.12 90	0.09 0.06 88	r b N
Blattzahl	0.48* 0.49 98	0.35* 0.29 143	0.18 0.11 44	r b N
Rosettenradius (cm)	0.54* 0.26 98	0.46* 0.24 143	0.14 0.07 44	r b N
Fangfläche (cm ²)	0.57* 1.04 98	0.46* 0.70 143	0.18 0.23 44	r b N
Höhe relativ zur Bodenoberfläche (cm)	-- --	0.49* 0.20 80	0.41* 0.18 60	r b N
Samen pro blühender Pflanze	0.23 21 19	0.33* 19 30	0.18* 3 16	r b N
Anteil blühender Pflanzen (%)	0.92* 16.6 4	0.91* 11.7 4	0.94* 6.8 4	r b N

#: das Jahr der Fütterung,

r: Korrelationskoeffizient,

b: Steigung der Regressionsgeraden,

N: Stichprobenumfang

+: Korrelation ist signifikant ($p < 0.05$).

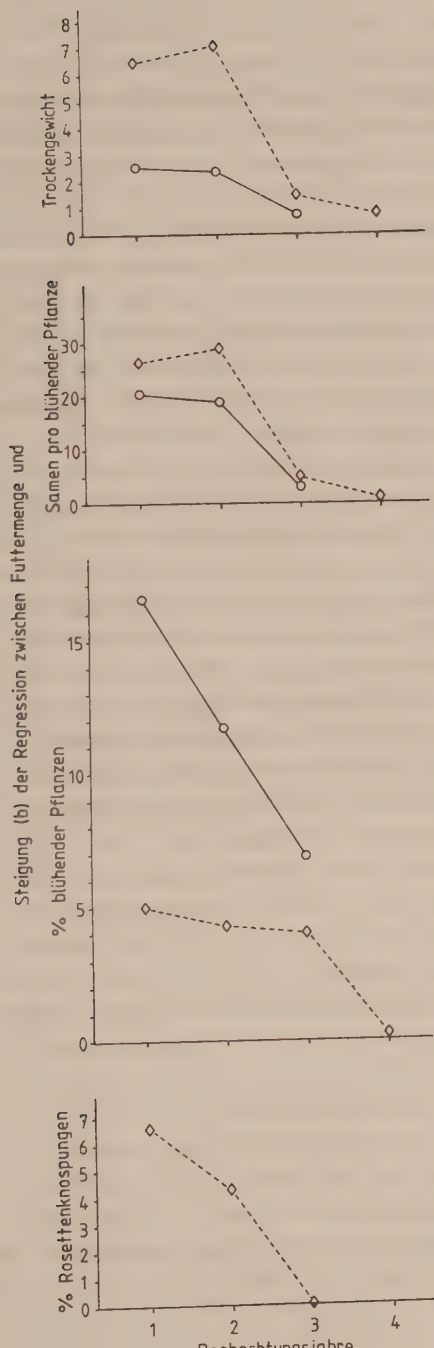


Abb.13:

Intensität
der Fütter-
reaktionen
im Jahr der
Fütterung
und danach.
Rauten und
gestrichelte
Linie: *D. in-
termedia*.
Kreise und
durchgezo-
gene Linie:
*D. rotundi-
folia*.

d) Diskussion

Was die Bewertung der generellen Reaktion der Pflanzen auf zusätzliches Futter sowie die diesbezüglichen Unterschiede zwischen beiden Sonnentauarten betrifft, sei auf die Diskussion in Anlage 1 verwiesen. Die Langzeiteffekte verlangen einige zusätzliche Bemerkungen:

Es wäre prinzipiell möglich, daß die Fütterung der Pflanzen einen Aufschaukeleffekt auslöst: Die beschriebenen Versuche zeigen, daß das Verfüttern von Beutetieren im Freiland zur Bildung von mehr Fangfläche führt. Dies wiederum legt auch einen höheren aktiven Fangerfolg nahe, der bei den Versuchen ja nicht ausgeschlossen war (vgl. S.50). Es könnte also sein, daß mehr Beute zu mehr Fangfläche führt, mehr Fangfläche zu mehr Beute usw..

Schon die einfache Überlegung, daß die Pflanzen nicht unendlich groß werden können, zeigt, daß ein solcher Effekt nicht beliebig weiterlaufen kann. Eine Dämpfung der Aufschaukelung wird offensichtlich dadurch bewirkt, daß große Pflanzen vermehrt zur Reproduktion neigen (vgl. Kap.E) und damit einen großen Teil der durch die Fütterung gewonnenen Biomasse eben nicht in Fangfläche, sondern in Samen oder Ableger investieren.

Das schließt aber nicht aus, daß innerhalb eines relativ engen Biomassebereichs eine solche Aufschaukelung stattfinden könnte. Bei *D.intermedia* kann man im ersten Beobachtungsjahr erkennen, daß fast alle Durchschnittswerte der gemessenen Parameter bei den am stärksten gefütterten Pflanzen über der Regressionsgeraden liegen und damit eine stärkere Reaktion anzeigen, als bezüglich der Füttermenge allein bei linearem Zusammenhang erwartet werden könnte (vgl. Anlage 1, Fig.1). Dies könnte die Folge eines solchen Aufschaukeleffekts sein, der sich bei den am besten gefütterten Pflanzen auch am deutlichsten zeigen müßte und damit die Regression von einer linearen in Richtung einer logarithmischen verändern würde.

Die leichte Steigung einiger Reaktionsparameter bei *D.intermedia* im zweiten Beobachtungsjahr ließe sich folgendermaßen erklären: Tiere, die ziemlich spät im vergangenen Jahr auf die Blätter gelangten, wurden zwar möglicherweise noch verdaut, aber die Zeit für eine volle Umsetzung der aufgenommenen Mineralien in pflanzeneigene Biomasse mag unter Umständen nicht mehr ausge-

reicht haben. Dies könnte dazu führen, daß die Winterrosette relativ viel Mineralien besitzt - ohne entsprechendes (und messbares) Biomasseäquivalent, das erst im folgenden Jahr in vollem Maße aufgebaut wird (vgl. S.121). Es soll aber auch darauf hingewiesen werden, daß dieser leichte Anstieg der Reaktion nicht hinsichtlich aller Parameter feststellbar ist und auch im Bereich zufälliger Schwankungen der Steigung b liegt. Daß die Reaktion der Pflanzen nach einigen Jahren nicht mehr feststellbar ist, heißt aber nicht, daß die Fütterung, oder im Falle natürlicher Beute der Fangerfolg, in seinem Effekt nur auf diesen Zeitbereich beschränkt war. Die verstärkte Samenproduktion bei beiden Arten sowie die Erhöhung der vegetativen Vermehrungsrate bei *D.intermedia* bedeuten eine höhere Zahl von Nachkommen, die sich ihrerseits weiter vermehren werden. Für die Population als Ganzes ergibt sich ein Anstieg der Dichte, der sich über viele Jahre erstrecken kann, hier aber nicht erfasst wurde.

Wenn man davon ausgeht, daß generell die Populationsdichte des Sonnentaus der "Ergiebigkeit" des jeweiligen Standortes bezüglich der Beute entspricht (Beute ist limitierender Faktor!), so ist allerdings zu erwarten, daß sich im Falle eines nur einmaligen "Zuschusses" wie bei den Fütterversuchen im Lauf der folgenden Jahre die ursprüngliche Dichte wieder einstellt. Natürlich kann über die Samenproduktion bei beiden Sonnentauarten der Effekt der einjährigen Fütterung in die Kolonisation geflossen und somit auf weit entfernte Standorte verteilt worden sein.

2. Die Bedeutung der Ameisen für die Nischentrennung

a) Einleitung

Bei den Fütterversuchen (s.S.50f und Anlage 1) zeigten die beiden Sonnentauarten verschieden starke Reaktionen auf die Beutetiere: *D.intermedia* produziert etwa 2 bis 3 mal mehr eigene Biomasse pro Futtermenge als *D.rotundifolia*. Wie kam dieser außer-
außerordentlich markante Unterschied zustande?

Während der Fütterung konnte ich bei *D.rotundifolia*, nicht aber bei *D.intermedia*, öfter Ameisen beim Plündern der Fangblätter beobachten. Dies legte den Verdacht nahe, daß bei *D.rotundifolia* nur ein Teil der aufgelegten Beutetiere wirklich verdaut werden konnte. Ein anderer Teil wurde möglicherweise von Ameisen oder anderen Arthropoden noch vor einer Verwertung entfernt. Um diesen Verdacht zu erhärten oder zu widerlegen, wurden im Jahr 1987 weitere Fütterversuche durchgeführt.

b) Methodik

Zunächst sollte festgestellt werden, welcher Anteil der Gesamtheit der verfütterten Beutetiere (*Drosophila*, wie in Anlage 1) bei beiden Sonnentauarten der Pflanze wirklich zur Verfügung stand und wieviel davon auf irgendeine Weise abhanden kam.

Dazu wurden auf kleinen, gekennzeichneten Arealen zur Mittagszeit je 20 Taufliegen an die Pflanzen verfüttert (ca. 1 pro Pflanze). Bei beiden Sonnentauarten wurden an je 11 über die ganze Vegetationszeit verteilten Tagen solche Versuche mit insgesamt 41 (*D.intermedia*) bzw. 49 (*D.rotundifolia*) verschiedenen Testarealen durchgeführt. 24 Stunden nach dem Füttern wurde die Anzahl der noch vorhandenen Taufliegen notiert. Die fehlenden Tiere wurden als abhanden gekommen und somit als nicht verwertbar betrachtet. 24 Stunden würden zwar reichen, um einen gewissen Teil der Beute bereits zu verdauen, und insofern könnte auch eine Fliege, die erst kurz vor der Kontrolle geplündert wurde, schon teilweise genutzt worden sein. Kontinuierliche Beobachtungen haben allerdings gezeigt, daß die Effektivität der Plünderer in den ersten Stunden nach der Fütterung am größten

ist. Wenn die Beutetiere erst einmal völlig von dem Blatt eingehüllt sind (nach höchstens 3 - 4 Stunden, meist wesentlich schneller), ist es kaum noch möglich, sie zu entfernen.

Dies trifft natürlich auch für die anderen Möglichkeiten zu, die Beute zu verlieren, z.B. durch schwere Regentropfen. Zur eventuellen Unterscheidung eines direkten Wettereinflusses und der Wirkung der Plünderer auf das Ergebnis wurde der Prozentanteil der verbliebenen Tiere mit Wetterdaten korreliert, die von nahegelegenen Warten des Deutschen Wetterdienstes geliefert wurden. Es handelt sich dabei um Tagesmitteltemperatur und Sonnenscheindauer (ermittelt in Rosenheim, ca. 13 km vom Hauptmoor entfernt) und um die Niederschlagsmenge (gemessen in Endorf, ca. 5 km entfernt).

Eine weitere Versuchsreihe sollte zeigen, ob auch die Größe der Pflanzen eine Bedeutung dafür hat, wieviele der verfütterten Tiere auf den Fangblättern verbleiben. Dazu wurden einzelne Pflanzen verschiedener Größe gekennzeichnet und mit je zwei *Drosophila* bedacht. Die Zahl der Tiere, die am nächsten Tag noch auf den Blättern waren, konnte so mit der Größe der Pflanze (Gesamtfangfläche, berechnet mit einer Eichkurve, s. S.101) in Beziehung gesetzt werden. 32 Pflanzen von *D.intermedia* und 83 von *D.rotundifolia* wurden auf diese Art untersucht.

Die Ameisenaktivität selbst sollte ebenfalls gemessen werden. Dazu wurde in der Mitte der Vegetationsperiode (Juli/August) in den Mikrohabitaten von *D.intermedia* und *D.rotundifolia* jeweils Felder von 20 mal 20 cm abgesteckt und in der Mittagszeit die Laufstrecke aller Ameisen während 15 Minuten innerhalb dieser Areale beobachtet und auf einem Plan festgehalten. Von diesem Plan ließ sich dann mit Hilfe eines Kartenrollers die von allen Ameisen zurückgelegte Gesamtlaufstrecke ermitteln, die als Maß für die Aktivität dieser Tiere in beiden Mikrohabitaten diente. Die Beobachtungen wurden auf denselben Arealen an mehreren Tagen mit verschiedener Witterung wiederholt.

Eine Regression zwischen den so gewonnenen Werten und der Temperatur der Substratoberfläche sollte zeigen, ob das Aktivitätsmuster der Ameisen von der Witterung beeinflusst werden kann. Wie schon gezeigt, dürfte die Oberflächentemperatur im Moor unmittelbar von der Dauer der Sonneneinstrahlung abhängen (vgl. Abb.12, S.44).

Ergebnisse

Es zeigte sich, daß der mittlere Anteil der nach 24 Stunden noch auf den Pflanzen verbliebenen Beutetiere bei den beiden Sonnentauarten sehr verschieden war ($p < 0.001$):

D.rot.: $29 \% \pm 2.5$ (SE), N = 49,

D.int.: $95 \% \pm 1.6$ (SE), N = 41.

Von den verfütterten Taufliegen war also bei *D.intermedia* nach 24 Stunden ein etwa dreimal höherer Anteil noch vorhanden als bei *D.rotundifolia*.

Tab.10 zeigt die Korrelationsmatrix zwischen den drei gemessenen Wetterfaktoren (Sonnenscheindauer, Temperatur, Regenmenge) und der durchschnittlichen pro Messtag verbliebenen Menge von Taufliegen bei beiden Sonnentauarten (NdDR für *D.rotundifolia* und NdDI für *D.intermedia*).

Sonne	Regen	NdDR	NdDI	
<u>0.712</u>	-0.087	0.372	<u>0.751</u>	Temp
10	10	10	10	
0.010	0.399	0.145	0.006	
	-0.087	0.395	<u>0.689</u>	Sonne
	10	10	10	
	0.398	0.130	0.014	
		-0.247	-0.060	Regen
		10	10	
		0.249	0.422	
			-0.008	NdDR
			10	
			0.466	

Tab.10: Korrelationsmatrix für Wetterdaten (Tagesmitteltemperatur, Sonnenscheindauer, Regenmenge) und dem verwertbaren Anteil der verfütterten Tiere (Nd) bei *D.rotundifolia* (DR) und *D.intermedia* (DI). Es sind jeweils der Reihe nach der Korrelationskoeffizient r , der Stichprobenumfang N und die Wahrscheinlichkeit p angegeben. Signifikante r -Werte (mit $p < 0.05$) sind unterstrichen. Näheres im Text.

Die Niederschlagsmenge allein zeigt bei keiner der beiden Arten in diesem Zusammenhang einen nachweisbaren Einfluß, während im Falle von *D.intermedia* sowohl hohe Temperaturen als auch lange Sonnenscheindauer mit dem Verbleiben der Tiere auf den Fangblättern positiv korreliert sind. Auch diese Korrelationen erreichen für *D.rotundifolia* nicht die Signifikanzschwelle.

Da die Temperatur zum größten Teil von der Sonne abhängen dürfte, resultiert als wahrscheinlich wichtigster Faktor für das Verbleiben der verfütterten Taufliegen auf *D.intermedia* die Dauer der Sonnenbestrahlung.

Faßt man alle drei gemessenen Wetterfaktoren durch multiple Regression zusammen, so ergibt sich ein deutlicher Gesamtwettereinfluß bezüglich *D.intermedia*, aber für *D.rotundifolia* wird auch hier die Signifikanzschwelle nicht erreicht:

D.rot.: $r = 0.46$, $B = 0.21$, $p = 0.1$, $N = 10$,

D.int.: $r = 0.78$, $B = 0.61$, $p < 0.01$, $N = 10$.

Nur im Falle von *D.intermedia* läßt sich also zeigen, daß die Zahl der verbleibenden Taufliegen mit dem Wetter korreliert ist.

Bei beiden Sonnentauarten zeigt sich, daß größere Pflanzen ihre Beute erfolgreicher festhalten als kleinere. Eine Korrelation (Rangkorrelation nach Spearman) zwischen der Zahl der verbliebenen Taufliegen (0, 1 oder 2) und der Pflanzengröße (hier gemessen als Gesamtfangfläche) ergab bei beiden Arten hochsignifikante Beziehungen ($p < 0.001$):

D.rot.: $r = 0.63$, $N = 83$,

D.int.: $r = 0.64$; $N = 32$.

Bei *D.rotundifolia* waren allerdings nur sehr große Pflanzen in der Lage, beide verfütterten Fliegen festzuhalten, während bei *D.intermedia* bereits recht kleine Pflanzen diesen Erfolg verbuchen konnten.

Die Aktivität der Ameisen (Gesamtlaufstrecke im Testareal innerhalb von 15 min in cm) war im Mikrohabitat von *D.rotundifolia* wesentlich höher als bei *D.intermedia*:

D.rot.: 87 ± 21 (SE), $N = 11$,

D.int.: 5 ± 4 (SE), $N = 11$.

Der Unterschied ist signifikant ($p < 0.001$). Bei *D.intermedia* konnten nur bei einer von 11 Messungen überhaupt Ameisen beobachtet werden. Umgekehrt wurde bei *D.rotundifolia* nur in zwei Fällen gar keine Ameisenaktivität festgestellt.

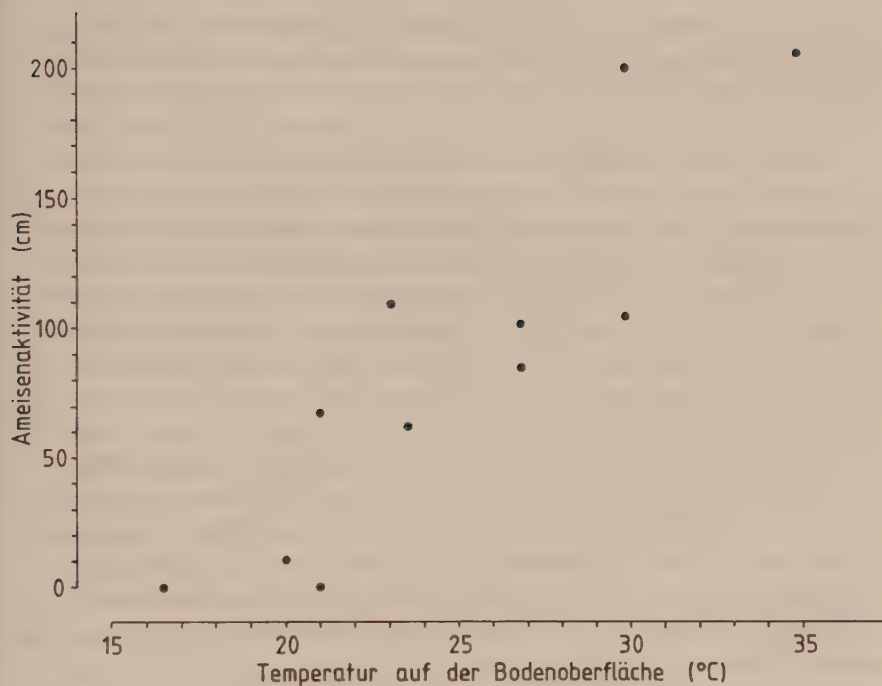


Abb.15: Aktivität der Ameisen (gemessen in cm Laufstrecke innerhalb von 15 min., vgl. Abb.23) im Mikrohabitat von *D. rotundifolia* in Abhängigkeit von der Temperatur der Bodenoberfläche.

Drei Ameisenarten konnten in der Nähe dieser Versuchsflächen gefunden werden: *Formica picea*,

Leptothorax acervorum und

Myrmica scabrinodis.

Alle drei sind ungefähr in gleichem Maß an dem Aktivitätsmuster beteiligt.

d) Diskussion

Die Versuche haben gezeigt, daß bei *D. rotundifolia* ein wesentlich geringerer Teil der verfütterten Beutetiere für mehr als 24 Stunden auf den Pflanzen verblieben ist als bei *D. intermedia*.

Wie schon im Methodikteil dieses Kapitels erwähnt, könnten auch Tiere, die innerhalb dieses Zeitraums entfernt wurden, zu einem gewissen Teil von den Pflanzen bereits genutzt worden sein. Es ist aber bekannt, daß erst drei bis vier Tage nach dem Beutefang die Aktivität der Verdauungsenzyme auf den Fangblättern ihr Maximum erreicht (Lüttke 1983). Insofern kann man wohl tatsächlich davon ausgehen, daß Tiere, die innerhalb von 24 Stunden wieder entfernt wurden, für die Pflanzen nur wenig Nutzen gebracht haben.

Der Anteil der auf den Pflanzen verbliebenen Taufliegen stimmt auch sehr gut überein mit der unterschiedlichen Reaktion der beiden Sonnentauarten pro verfütterter Beutemenge. Nimmt man an, daß von *D. rotundifolia* tatsächlich nur 29 % und von *D. intermedia* 95 % der verfütterten Fliegen genutzt wurden, zeigt sich, daß die Reaktion der beiden Arten pro nutzbarer Beute praktisch gleich ist (vgl. Anlage 1).

Die Frage ist natürlich, ob die nicht auf den Blättern verbliebenen Tiere von den Ameisen fortgetragen wurden oder ob sie aus anderen Gründen abhanden gekommen sind. Folgende Argumente sprechen für die Ameisen als Täter:

1. Die Ameisen konnten mehrmals beim Plündern der Fangblätter direkt beobachtet werden. Individuen aller drei Arten scheinen regelrechte Beutezüge zu machen. Gelegentliche Berührungen mit dem klebrigen Fangschleim scheinen dabei zwar lästig zu sein und provozieren Putzbewegungen, wirken aber offensichtlich nicht sehr beunruhigend oder gar abschreckend.
2. Die Aktivität der Ameisen ist in der Nähe von *D. rotundifolia* um ein mehrfaches höher als bei *D. intermedia*. Dies stimmt mit den höheren Beuteverlusten bei *D. rotundifolia* überein.
3. Einen Hinweis gibt auch der Einfluß des Wetters. Das Bestimmtheitsmaß für die multiple Korrelation zwischen den Wetterdaten und dem Anteil verbleibender Tiere beträgt im Falle von *D.*

intermedia 61 %, im Falle von *D. rotundifolia* ist eine solche Korrelation gar nicht nachweisbar. Der Wettereinfluß liegt bei *D. intermedia* also deutlich höher. Sieht man von der Wirkung der Ameisen ab, so sollte gutes Wetter (hohe Temperaturen, viel Sonne, wenig Regen) den Anteil der verbleibenden Beutetiere erhöhen, da Pflanzen in der Wärme besser und schneller auf den Reiz reagieren und die Beute auch besser festhalten können. Außerdem könnten bei schlechtem Wetter Regentropfen die Beute wegschlagen. Der Einfluß der Ameisen dürfte sich aber gerade in umgekehrter Richtung auswirken. Gutes Wetter erhöht erwiesenermaßen deren Aktivität und müßte damit den Anteil verbleibender Tiere verringern. Bei *D. rotundifolia* gibt es mehr Ameisenaktivität als bei *D. intermedia* und keinen nachweisbaren Einfluß des Wetters auf die Persistenz der Beute. Der Grund für dieses Fehlen des Wettereinflusses könnte sein, daß bei dieser Art die direkte und die indirekte Wetterwirkung (über die Ameisenaktivität) sich gegenseitig aufheben.

Das Plündern der Fangblätter ist sicher eine Verhaltensweise, die sich durchaus im Einklang befindet mit dem normalen Verhaltensrepertoire der Ameisen bezüglich der Nahrungsbeschaffung. Die Sammelei ist hier natürlich gefährlicher als anderswo, da der Sonnentau auch Ameisen fängt (vgl. Anlage 2). Andererseits hätten die vom Sonnentau bereits gefangenen Beutetiere den Vorteil, daß sie wehrlos sind und nicht mehr fortlaufen können. Auf diese Weise kommen für die Ameisen auch Tiere als Beute in Betracht, die sie sonst nicht erreichen könnten (z.B. Fliegen, Mücken etc.). Auch die Tatsache, daß die gefangenen Tiere bereits eingespeichelt und sogar vorverdaut sein können, mag diese Art des Nahrungserwerbs für die Ameisen interessant gestalten.

Es kämen natürlich prinzipiell auch andere Tiere als mögliche Plünderer in Frage. In einem Fall konnte auch ein Laufkäfer beim Verspeisen einer an *D. rotundifolia* verfütterten Taufliege beobachtet werden. Allerdings lassen meine Beobachtungen vermuten, daß die Ameisen den bei weitem größten Anteil an der Plündererei haben.

3. Die Zusammensetzung der Beute

a) Einleitung

Die Funktion der Beutetiere im Freiland als limitierender Faktor für die beiden koexistierenden Sonnentauarten ist durch die Fütterversuche erwiesen (s.S.50f).

Da beide Arten gleichermaßen auf diese Ressource angewiesen sind, wäre es denkbar, daß sie in diesem Punkt potentiell miteinander konkurrieren, andererseits aber auch womöglich eine Nischentrennung verwirklicht wurde. Andernfalls sollte man erwarten, daß nach dem Exclusionsprinzip die beiden Arten nicht auf Dauer sympatrisch koexistieren können.

Um der Frage nach Methode und Umfang einer solchen Nischentrennung nachgehen zu können, war es zunächst wichtig festzustellen, ob sich beide Arten beim Beutefang an verschiedene Tierarten halten.

b) Methodik und Ergebnisse

Methodik und Ergebnisse der Untersuchungen zur Zusammensetzung der Beute sind in Anlage 1 ausführlich beschrieben und sollen im folgenden zusammengefasst werden.

Während einer ganzen Vegetationsperiode (Mai bis September 1984) wurden von beiden Sonnentauarten etwa alle 4 bis 5 Tage eine möglichst große Zahl (80 bis 400) von Beutetieren abgesammelt und bestimmt.

Es zeigte sich, daß *D.rotundifolia* und *D.intermedia* ein in vielen Punkten unterschiedliches, aber zum Teil auch überlappendes Beutespektrum fingen. Bei *D.rotundifolia* waren im allgemeinen kleinere und ungeflügelte Tiere vorherrschend, während *D.intermedia* hauptsächlich geflügelte und speziell solche Tierarten fing, die als besonders gute Flieger bekannt sind (z.B. Libellen, Tanzfliegen, Schwebfliegen). Bezüglich einiger Gruppen, z.B. der Milben, konnte kein Unterschied zwischen den beiden Sonnentauarten festgestellt werden.

Im Jahresverlauf zeigten sich starke Schwankungen der Häufigkeit einzelner Tiergruppen in der Beute, die sich sehr wahr-

scheinlich auf Schwankungen in deren Populationsdichte zurückführen lassen. Bei den Collembolen z.B. kann man hier die für diese Gruppe typischen Frühjahrs- und Herbstmaxima erkennen (vgl. Anlage 2, Fig.4).

c) Diskussion

Ist eine quantitative Aussage möglich?

Da die Beutetiere sich in ihrem Gewicht und damit in ihrer Bedeutung für den Sonnentau stark unterscheiden (Mücken können zehntausend mal mehr Biomasse haben als Collembolen) ist eine Trennung der Ressourcennutzung bezüglich der leichtgewichtigen Springschwänze sicherlich weniger bedeutsam als bezüglich großer Fliegen- oder Mückenarten. Es wäre daher interessant, wenn man über die Feststellung einer solchen Trennung hinaus zu einer hinsichtlich der Biomasse quantitativen Bewertung kommen könnte. Rein theoretisch wäre das wohl möglich: Das Durchschnittsgewicht der einzelnen Tiergruppen wäre ein gutes Maß für deren Bedeutung als Beute.

Eine genaue Messung dieser Art ist aber aus praktischen Gründen undurchführbar: Eine Bestimmung der gefangenen Tiere bis zum Artniveau wurde meist verhindert, da viele dazu nötige Merkmale als Folge der Verdauung verloren gegangen waren. Es mußten also etliche Arten zu künstlichen Gruppen zusammengefasst werden (z.B. alle Mücken), die in ihrer Zusammensetzung weder bezüglich beider Sonnentauarten noch im Laufe der Fangperiode homogen waren. Sogar innerhalb einer Art können verschiedene Muster an Eigenschaften auftreten (Aufenthaltswahrscheinlichkeit, bevorzugte Fortbewegungsart, Jahresverlauf der Abundanz etc., vgl. S.77, Abb.21). Ein verbindliches Durchschnittsgewicht läßt sich daher für solche Gruppen nicht festlegen.

Zweck und Ursache der Trennung

Der Anpassungssinn eines unterschiedlichen Beutetierspektrums und damit womöglich die "ultimate", evolutionsgetriebene Ursache der

beobachteten Nischentrennung erscheint plausibel. Die Beutetiere sind ein limitierender Faktor für beide Sonnentauarten und die gemeinsame Nutzung dieser Ressource kann zu Konkurrenz führen. Es kann daher selektionsbegünstigt sein, deren Nutzung so weit als möglich gegeneinander abzugrenzen, um Konkurrenz zu reduzieren, die für beide beteiligten Arten natürlich von Nachteil wäre. Eine vollkommene Trennung der beanspruchten Beutearten wäre gleichbedeutend mit völlig vermiedener Konkurrenz um diese Nahrungsressource. Die Ergebnisse der Tierbestimmung zeigen, daß eine teilweise Trennung stattgefunden hat, wenn es auch, wie oben erwähnt, aus praktischen Gründen nicht möglich ist, darüber eine genauere quantitative Aussage zu machen. Es muß also unentschieden bleiben, inwieweit die Koexistenz durch die beobachtete Nischentrennung ermöglicht oder erleichtert wird.

Es bleibt die Frage nach den unmittelbaren "proximaten" Ursachen der Ressourcentrennung. Hier gibt es vor allem zwei Möglichkeiten:

- a *D. rotundifolia* und *D. intermedia* bewohnen unterschiedliche Mikrohabitate (vgl. S.31f und Anlage 2). Es könnte sein, daß diese Kleinlebensräume von verschiedenen Arthropodenarten bewohnt werden und der Sonnentau einfach fängt, was in seiner Nähe vorkommt.
- b Die Gestalt der beiden Sonnentauarten unterscheidet sich in einigen Punkten, die Einfluß ausüben könnten auf die Fangwahrscheinlichkeit der in Frage kommenden Beutetiere (vgl. S.8, Kap.E und Anlage 2).

Daneben wäre es wohl auch denkbar, daß verschiedene Tierarten durch bestimmte artspezifische Geruchssubstanzen oder Farben stärker angelockt werden als andere, jedoch erscheint es unwahrscheinlich, daß die Pflanzen den großen Aufwand treiben, mittels solcher spezieller Eigenschaften sich auf hunderte von in Frage kommenden Tierarten in unterschiedlicher Weise einzustellen. Auch ist die oft geäußerte Vermutung, daß der Sonnentau seine Beute auf irgendeine Art anlockt (z.B. auch durch das Glitzern der Sekretröpfchen), keinesfalls erwiesen.

Auf die unter a und b genannten Möglichkeiten soll in den folgenden Abschnitten eingegangen werden.

I Die Bedeutung von Habitus und Habitat für die Nischentrennung

a) Einleitung

Nachdem also bekannt ist, daß *D.rotundifolia* und *D.intermedia* verschiedene Beutetierspektren fangen, soll im folgenden Kapitel der Frage nachgegangen werden, inwieweit sich die unterschiedliche Morphologie der beiden Arten und die Eigenschaften der jeweils präferierten Mikrohabitate als eventuelle proximate Ursachen dieser Beutenischentrennung quantifizieren lassen.

Einerseits könnte es sein, daß in den beiden Mikrohabitaten verschiedene Arthropodenarten vorkommen und so zwangsweise das Spektrum der Beutetiere über das Angebot bestimmt wird. Andererseits wäre es möglich, daß die verschiedene Form und Ausrichtung der Blätter auf jeweils andere Tiergruppen zielt. Die auf dem Boden liegenden Blätter von *D.rotundifolia* dürften es z.B. eher möglich machen, daß laufende Tiere gefangen werden, als die nach oben gestreckten Blätter von *D.intermedia*.

Ungeflügelte Tiere sind tatsächlich signifikant häufiger unter der Beute von *D.rotundifolia* zu finden (vgl. Anlage 2). Die Höhe, in der die Fangfläche ausgebracht wird, erscheint so als plausible Möglichkeit, sich auf unterschiedliche Tiere zu spezialisieren.

Um einen solchen eventuellen Effekt aufspüren zu können, sollte die Höhenverteilung der Fangfläche mit der durchschnittlichen Aufenthaltshöhe der potentiellen Beutetiere verglichen werden. Außerdem sollte untersucht werden, inwieweit sich generell das "Angebot" an Tieren in den beiden Mikrohabitaten unterscheidet und ob auch dieser Einfluß auf die Zusammensetzung der Beutetierspektren nachzuweisen ist.

b) Die Verteilung der Beutetiere

Methodik

Um den Aufenthaltsbereich der Arthropoden zu bestimmen, erschienen Klebefallen als sehr geeignet. Als solche dienten Holzstäbchen (Durchmesser ca. 3 mm, Länge ca. 20 cm), deren obere 15 cm

mit einer Skala versehen waren. Auf diese Stäbchen wurde ein wasserfester und nichttrocknender Insektenleim ("Tangle Trap" der Firma Tanglefoot Co.) aufgetragen. Die Fallen wurden bis zum Beginn der cm-Skala in die Substratoberfläche gesteckt, so daß die oberen 15 cm als Klebefläche freiblieben. Bei *D.intermedia* lagen dadurch die ersten Zentimeter der Leimfläche in vielen Fällen unter Wasser (vgl. Abb.2, S.9).

Diese Fallen eigneten sich sowohl dazu, unterschiedliche Häufigkeiten der Tiere in den beiden Mikrohabitaten herauszufinden, als auch, um festzustellen, in welcher Höhe über der Substratoberfläche sie sich bevorzugt aufhielten.

Für die Messungen wurden je 10 solcher Klebfallen zur selben Zeit in unmittelbarer Nähe von Pflanzen der beiden Sonnentauarten aufgestellt. Eine Woche nach Beginn der Exposition waren jeweils genügend Tiere gefangen, um die Auswertung unter dem Binokular zu beginnen. Um einen Vergleich zu ermöglichen, wurden die gefangenen Tiere in die gleichen Kategorien aufgeteilt wie bei der Analyse der Beutetiere (Anlage 2). Insgesamt wurden für beide Arten fünf solche Versuchsserien in den Jahren 1986 und 1987, jeweils in den Monaten Juni, Juli und August, durchgeführt.

Bei einem Teil der ausgewerteten Klebfallen (20 Fallen und etwa 600 Beutetiere pro Mikrohabitat) wurden die Tiere auch noch vermessen, um anhand einer Eichkurve (vgl. S.94) deren Biomasse festzustellen.

Das Beutespektrum der beiden Sonnentauarten war 1984 ermittelt worden. Streng genommen hätten natürlich Beutespektrum und Beuteangebot nicht nur am selben Ort, sondern auch zur selben Zeit bestimmt werden müssen. Der enorme zusätzliche Aufwand, die Messungen von 1984 zu wiederholen, erschien jedoch nicht sinnvoll, zumal, wie später noch gezeigt wird, eine genaue quantitative Aussage zu diesem Thema aus grundsätzlichen Erwägungen heraus schwierig ist.

Ergebnisse

In Tab.11 sind die Anteile der einzelnen Tiergruppen im Beutetierspektrum (1984) und auf den Klebfallen, die in dem Mikrohabitat der entsprechenden Art aufgestellt waren, gegenübergestellt.

Tab.11: Die Verteilung der Beutetiere in Prozent aller gefangenen Tiere auf *D.rotundifolia* und *D.intermedia* sowie auf den Klebfallen, die in unmittelbarer Nähe der jeweiligen Sonnentauart aufgestellt waren. "D" gibt an, ob und wie stark der Sonnentau aus dem Tierangebot (= Klebfallen) selektiert (näheres im Text).

	<i>D.rotundifolia</i>			<i>D.intermedia</i>		
	Klebefalle	Beute	D	Klebefalle	Beute	D
Nematocera	42.3	22.2	-0.44	14.7	43.6	0.64
Brachycera	9.9	2.5	-0.62	12.0	11.7	-0.01
Hymenoptera geflügelt	12.53	3.57	-0.59	5.61	1.57	-0.58
Formicidae	1.25	1.76	0.17	1.79	0.82	-0.38
Collembola	8.51	31.74	0.67	15.27	7.44	-0.38
Acarina	1.27	17.37	0.88	35.27	17.45	-0.44
Coleoptera	3.21	2.75	-0.08	0.94	2.02	0.37
Cicadoidea (außer M.o.)	1.66	1.58	-0.07	1.00	1.83	0.30
Macrosteles oss. adult	4.28	0.02	-0.99	8.16	0.22	-0.95
juvenil	2.47	0.54	-0.65	0.88	0.46	-0.32
Lepidoptera adult	0.12	0	-1	0.12	0	-1
juvenil	0	0.21	1	0	0.03	1
Saltatoria adult	0.12	0	-1	0.15	0	-1
juvenil	0.02	0	-1	0	0.18	1
Aphidoidea adult	1.27	1.66	0.14	1.46	3.06	0.36
juvenil	0	4.31	1	0.09	4.05	0.96
Coccoidea (Männchen)	0.69	5.79	0.80	0.12	0.15	0.11
Heteroptera adult	0.07	0.39	0.67	0.12	0.36	0.50
juvenil	0.02	0.35	0.89	0.06	0.39	0.73
Odonata	0	0	--	0.03	0.56	0.90
Thysanoptera	9.32	1.03	-0.82	1.12	0.31	-0.57
Araneida	0.51	1.18	0.39	1.09	2.20	0.34

Es zeigt sich bei beiden Arten eine gewisse Übereinstimmung zwischen Angebot und Beute. Im vorliegenden Fall sollte eine einfache Korrelation den Zusammenhang zeigen. Bei beiden Arten ist die Zusammensetzung der Beute von Klebfallen und Sonnentau gut korreliert:

D.rot.: $r = 0.55$, $B = 0.30$, $p < 0.01$;

D.int.: $r = 0.63$, $B = 0.40$, $p < 0.001$.

Das Bestimmtheitsmaß B liegt in beiden Fällen so, daß sich die Zusammensetzung der Beute zu etwa einem Drittel durch das Angebot in dem jeweiligen Mikrohabitat erklären läßt.

Interessant ist, daß kein nachweisbarer Zusammenhang besteht zwischen den Tierangeboten (Klebfallen) der beiden Mikrohabitate ($r = 0.31$, $p > 0.01$). Dies spricht dafür, daß sich die Beuteangebote für die beiden Sonnentauarten unterscheiden.

Die Beutespektren der beiden Sonnentauarten selbst waren hingegen gut und hochsignifikant korreliert ($r = 0.67$, $B = 0.45$, $p < 0.001$). Dies spräche dafür, daß die Pflanzen trotz unterschiedlichen Angebotes doch vergleichbare Taxa selektiert fingen.

Andererseits zeigte eine genaue Analyse des Selektionsverhaltens, daß bezüglich bestimmter Taxa Unterschiede bestanden: Die Spalte D in Tabelle 11 zeigt einen Selektionskoeffizienten, der angibt, ob die jeweilige Tiergruppe bevorzugt gefangen oder eher in Ruhe gelassen wurde. Der Koeffizient vergleicht das Beuteangebot und die tatsächliche Fanghäufigkeit nach der Formel:

$$D = (r - p) / (r + p - 2rp),$$

wobei D = der Selektionskoeffizient, p = die relative Häufigkeit der Tiergruppe im Mikrohabitat und r = die relative Häufigkeit der Tiergruppe in der Beute (Jacobs 1974). Der Wert von D schwankt zwischen 1 und -1, wobei positive (negative) Zahlen eine positive (negative) Selektion der betreffenden Tiergruppe bedeuten.

Es zeigt sich, daß bei diesem Vergleich die Ergebnisse der einfachen Gegenüberstellung der Beutespektren (Fig.2 in Anlage 2) zum Teil erklärt werden können. Die Mücken z.B., die als Beute vorwiegend bei *D.intermedia* anzutreffen sind, werden von *D.rotundifolia* negativ ($D = -0.44$) und von *D.intermedia* positiv ($D = +0.64$) selektiert. Gerade umgekehrt verhält es sich bezüglich der Collembolen (*D.rot.*: $D = +0.67$; *D.int.*: $D = -0.38$), die bei *D.rotundifolia* einen weitaus größeren Anteil

an der Beute haben als bei *D.intermedia*. Auf einige besondere Tiergruppen soll in diesem Zusammenhang in der Diskussion eingegangen werden (s.S.16f).

Die Höhenverteilung der Beutetiere zeigte einige interessante Befunde:

Vergleicht man nur geflügelte und ungeflügelte Tiere, so läßt sich erkennen, daß erwartungsgemäß direkt über der Substratoberfläche die ungeflügelten und in einiger Höhe die geflügelten Tiere überwiegen (Abb.16). Der Anteil geflügelter Tiere steigt allerdings im Mikrohabitat von *D.rotundifolia* mit zunehmender Höhe wesentlich schneller an als bei *D.intermedia*.

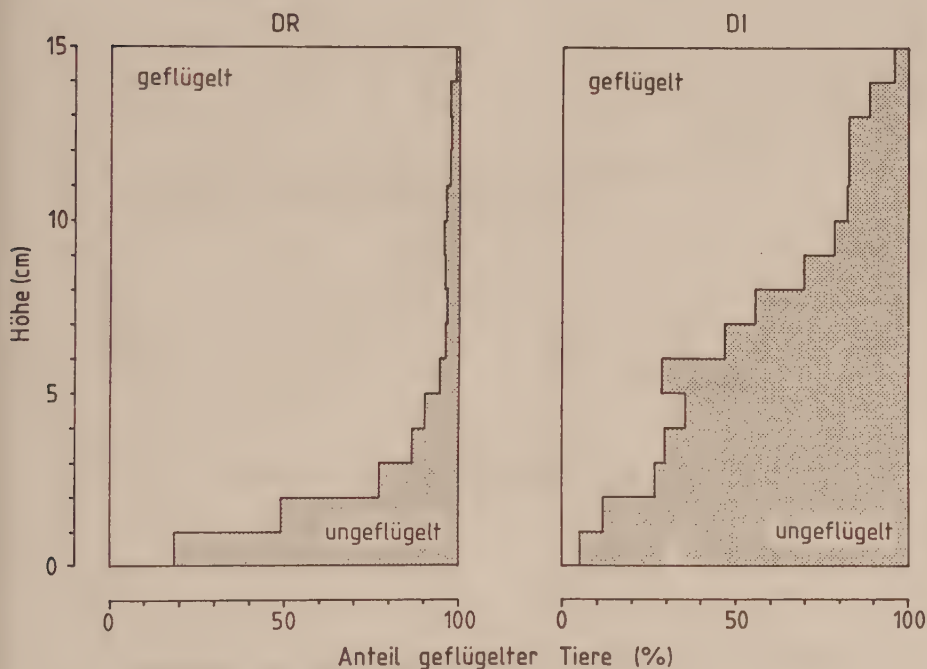


Abb.16: Anteil geflügelter und ungeflügelter Arthropoden in Abhängigkeit von der Höhe über der Bodenoberfläche in der Nähe von *D.rotundifolia* (DR) und *D.intermedia* (DI).

Betrachtet man die einzelnen Tiergruppen, so ergeben sich ganz unterschiedliche Höhenverteilungsmuster:

Die Mücken (Abb.17) sind in beiden Mikrohabitaten ähnlich verteilt: Sie nehmen nach oben hin zu und bleiben ab etwa 10 cm Höhe konstant häufig.

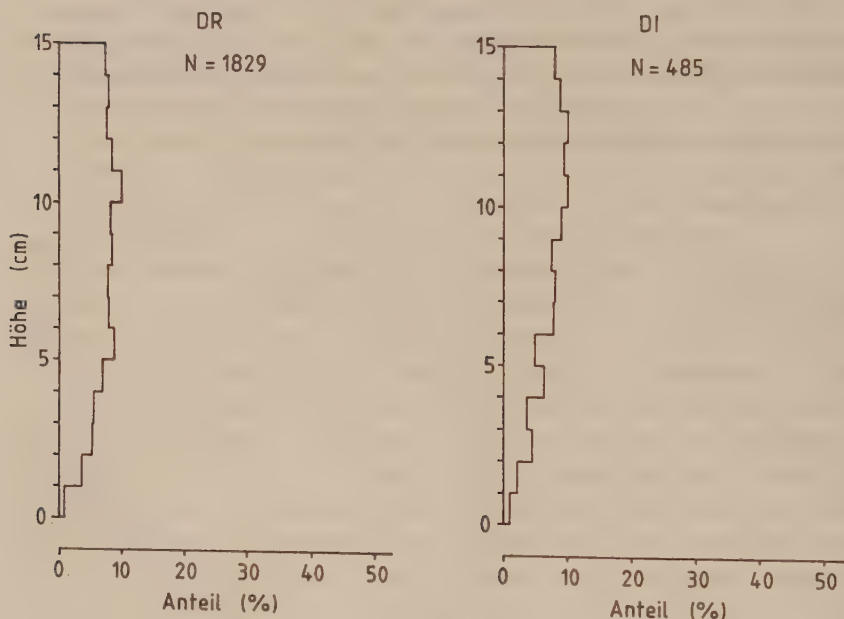


Abb.17: Höhenverteilung der Mücken (*Nematocera*) in den Mikrohabitaten der beiden Sonnentauarten.

Anders die beiden Gruppen der flügellosen Collembolen (Abb.18) und Milben (Abb.19). Beide zeigen im unteren Bereich die größte Aufenthaltswahrscheinlichkeit, nehmen aber nach oben hin in den beiden Mikrohabitaten auf unterschiedliche Weise ab: Bei *D.rotundifolia* sehr rasch und bei *D.intermedia* langsamer bzw. sogar mit einem leichten Maximum bei etwa 5 cm Höhe (Collembolen).

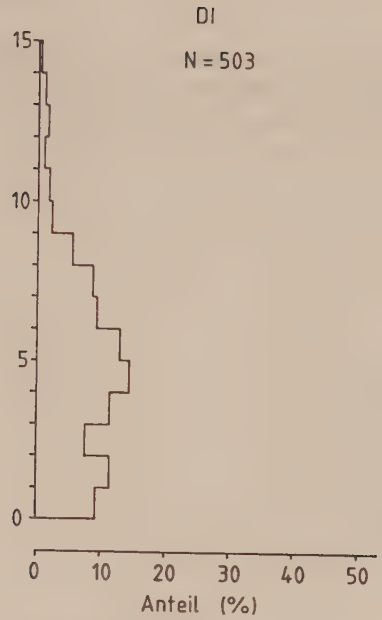
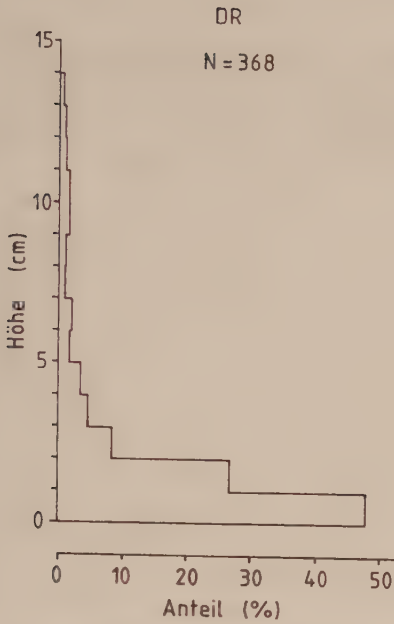


Abb. 18: Höhenverteilung der Springschwänze (*Collembola*) in den Mikrohabitaten der beiden Sonnentauarten.

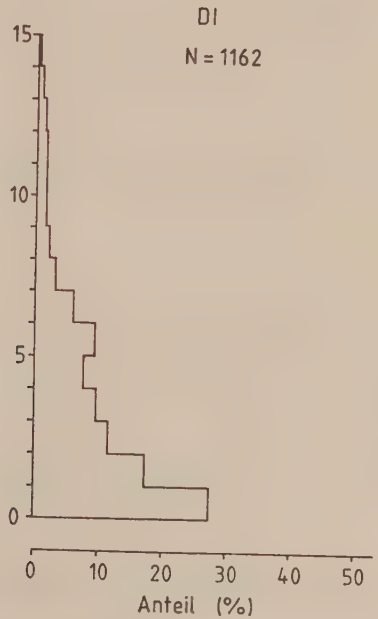
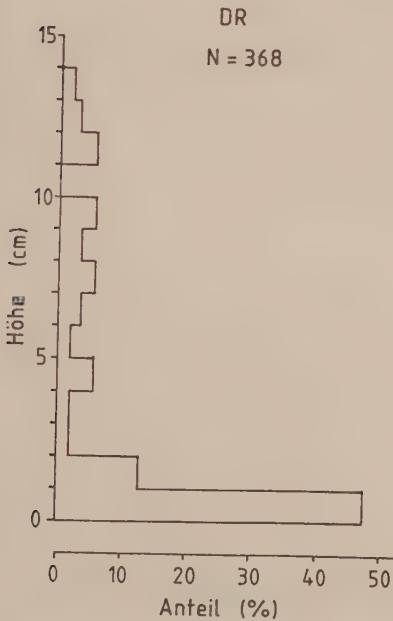


Abb. 19: Höhenverteilung der Milben (*Acarina*) in den Mikrohabitaten der beiden Sonnentauarten.

Eine ungewöhnlich starke Tendenz zu den oberen Bereichen kann man bei den Tanzfliegen (*Empididae*) erkennen (Abb.20), einer Gruppe mit sehr guten Flugfähigkeiten. Besonders ausgeprägt zeigt sich dieser Trend im Mikrohabitat von *D.intermedia*.

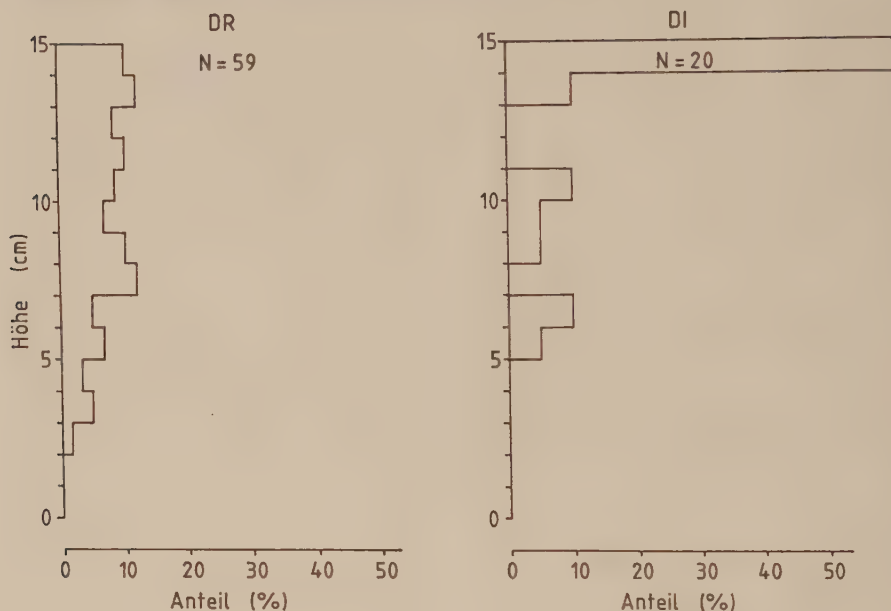


Abb.20: Höhenverteilung der Tanzfliegen (*Empididae*) in den Mikrohabitaten der beiden Sonnentauarten.

Ein Beispiel für eine unterschiedliche Höhenverteilung selbst innerhalb einer Art zeigen die Larven (ungeflügelt) und Adulten (geflügelt) der Zwergzikade *Macrosteles ossiannilssoni* (Abb.21 a und b). In beiden Mikrohabitaten halten sich die juvenilen Tiere in geringerer Höhe als die Adulten auf (in beiden Fällen ist für diesen Unterschied $p < 0.001$). Der Pfeil zeigt den Mittelwert der Höhenverteilungen an. Sowohl adulte als auch juvenile Tiere dieser Art sind in der Nähe von *D.intermedia* in jeweils signifikant höheren Bereichen anzutreffen als in der Nähe von *D.rotundifolia*.

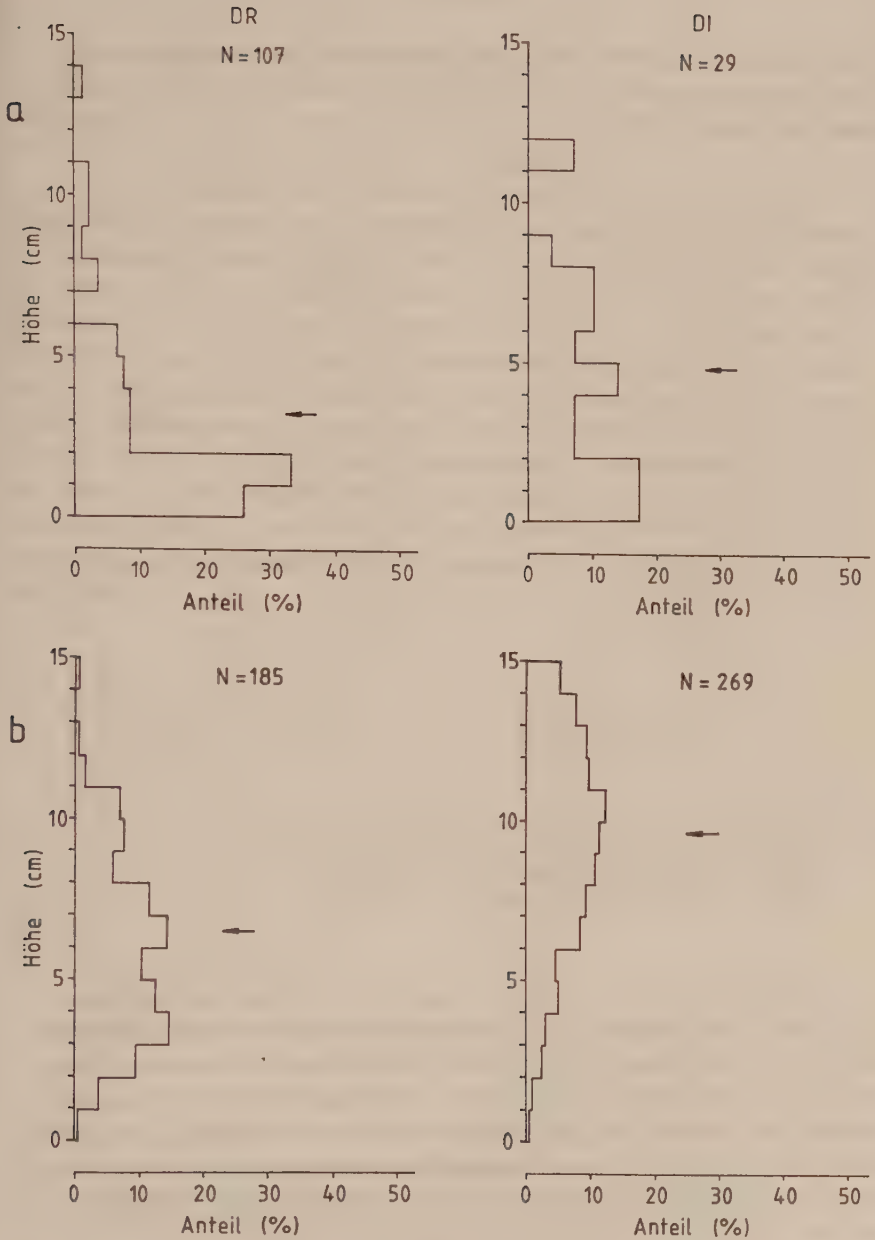


Abb.21: Höhenverteilung der Zwergzikade *Macrosteles ossiannilssoni* in den Mikrohabitaten der beiden Sonnentauarten, getrennt in juvenile (a) und adulte (b) Tiere. Die Pfeile zeigen die mittlere Aufenthaltshöhe an.

Abb.22 schließlich zeigt die Verteilung des durchschnittlichen Trockengewichts der Arthropoden, zusammengefaßt aus zwei Wochen im Sommer 1986.

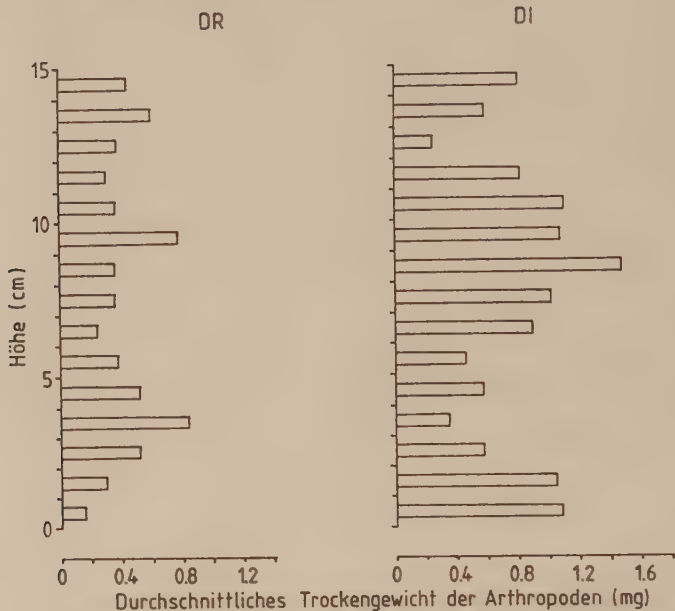


Abb.22: Mittleres Trockengewicht der Arthropoden in den Mikrohabitaten der beiden Sonnentaupen in Abhängigkeit von der Höhe über der Substratoberfläche. Zur Berechnung dienten bei beiden Sonnentaupen je etwa 600 Tiere.

Die Gewichte der Tiere zu dieser Zeit können annäherungsweise als repräsentativ für die gesamte Vegetationszeit betrachtet werden. Abgesehen von einem kontinuierlichen Anstieg dieses Wertes bis zur Höhe von 4 cm bei *D.rotundifolia* ist keine ausgeprägte höhenabhängige Strukturierung zu erkennen. Das Durchschnittsgewicht ist jedoch insgesamt im Mikrohabitat von *D.intermedia* deutlich höher. Die mittlere Biomasse pro Klebfalle betrug:

bei *D.rot.*: $6.6 \text{ mg} \pm 0.6 \text{ (SE)}$,

bei *D.int.*: $12.1 \text{ mg} \pm 1.5 \text{ (SE)}$;

Der Unterschied ist signifikant mit $p < 0.01$.

c) Die Verteilung der Fangfläche

Methodik

Eine direkte Messung der Höhenverteilung der Fangfläche kam aus praktischen Gründen nicht in Frage. Da möglichst viele Pflanzen miteinbezogen werden sollten, bot sich die Auswertung von Photos an. Das Problem war die Umsetzung der so gewonnenen Daten über die Ausmaße der Pflanzen in Werte für die Höhenverteilung der gesamten Fangfläche. Eine Voraussetzung ist, daß die Pflanzen hinreichend genau auf den Photos abgebildet werden können. Alle Pflanzengruppen wurden durch ein Normalobjektiv (50 mm Brennweite) senkrecht aus 1 m Höhe zusammen mit einem Metermaß fotografiert, so daß ein Rückschluß auf die tatsächlichen Ausmaße problemlos möglich war. Die so gewonnenen Daten wurden mit Hilfe eines Computerprogramms nach folgendem Muster umgesetzt (vgl. Abb.23):

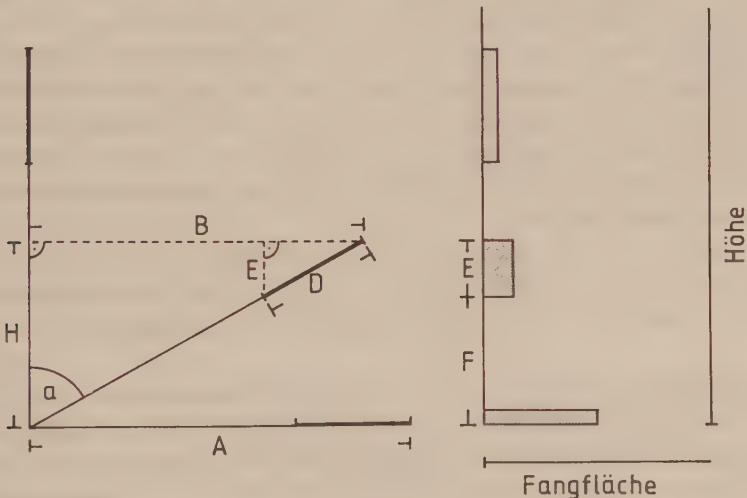


Abb.23: Skizze zur Berechnung der Fangflächen - Höhenverteilung aus Photos (siehe Text). Links eine schematische Darstellung von drei Fangblättern in verschiedenen Stellungen (aufliegend, halb und ganz aufgerichtet). Dünne Linie: Blattstengel; dicke Linie: Fangfläche. Das aufliegende Blatt dient als Maß für den Rosettenradius. Rechts die Fangflächenhöhenverteilung, wie sie das Computerprogramm errechnet (genauer im Text).

- 1 Eingabe des Rosettenradius A (= Länge des größten sichtbaren Blattes mit Stengel), der von oben sichtbaren Länge B sämtlicher fangfähiger Blätter (ebenfalls samt Stengel) und des Abbildungsmaßstabs.
- 2 Berechnung der Fangfläche pro Blatt (L) und der Blattlänge ohne Stengel (D) anhand von Eichkurven aus dem Rosettenradius (A).
- 3 Berechnung der Höhe H nach dem Satz des Pythagoras:

$$H = \sqrt{A^2 - B^2}.$$
- 4 Der Höhenbereich, den die Fangfläche eines Blattes umfaßt (E), ist gleich $D * H / A$. Das Programm läßt E nicht kleiner als 4 mm werden, da selbst die Tentakel eines flach am Boden aufliegenden Blattes 4 mm Höhe erreichen können.
- 5 Die Höhe über dem Boden, ab dem die Fangfläche eines Blattes nach oben aufgetragen wird (F), ist $H - E$.
- 6 Die Verteilung der Fangfläche wird in Abschnitten von 2 mm berechnet. K ist die Zahl dieser Abschnitte auf die an der Höenskala die Fangfläche verteilt wird. $K = E / 2$.
- 7 Die Fangfläche eines solchen 2 mm - Abschnittes auf der Höenskala (G) wird nach der Formel $G = 2 L / E$ aus der Fangfläche eines Blattes (L) und dem von dem Blatt bestrichenen Höhenbereich errechnet.
- 8 Das Programm addiert die Höhenverteilungen aller eingegebenen Blätter einer Pflanze.
- 9 Der Winkel α wird für jedes Blatt nach der Formel berechnet $\sin \alpha = B / A$. Von jeder Pflanze wird der mittlere Blattwinkel mit der entsprechenden Standardabweichung berechnet.

Die Voraussetzungen für diese Art der Berechnung sind:

- I Alle Blätter (mit Stengel) einer Pflanze sind gleich lang. Dies ist in der Mitte der Vegetationsperiode der Fall: Eine Messung an zufällig ausgewählten Pflanzen (5.8.87) ergab eine durchschnittliche Standardabweichung der Blattlängen von 3.5 % (*D.intermedia*) bzw. 5.2 % (*D.rotundifolia*). Die etwas stärkere Abweichung bei *D.rotundifolia* könnte darauf beruhen, daß hier die Beutefangereignisse seltener sind und jeweils von einem auffälligerem Wachstumsschub begleitet sein können (vgl. Abb.35, S.121).

- 2 Das längste auf den Fotos sichtbare Blatt (mit Stengel) liegt waagerecht. Dies ergibt sich aus der obigen Annahme: Sind alle Blätter gleich lang, so erscheint bei einem Blick senkrecht von oben dasjenige als das längste, das der Waagerechten am nächsten kommt. Bei *D.intermedia* kann man hier am ehesten einen Fehler in Richtung einer generellen Unterschätzung der Höhe erwarten, da bei dieser Art die Blätter im Schnitt steiler wachsen und somit auch das am flachsten liegende Blatt von der Horizontale stärker abweicht. Hierdurch würde der Unterschied zwischen den beiden Arten eher unter- als überschätzt werden.
- 3 Alle Blätter einer Pflanze sind gleich groß. Diese Bedingung wird ebenfalls mit hinreichender Präzision erfüllt. Die mittlere Standardabweichung der durchschnittlichen Fangfläche aller Blätter einer Pflanze betrug für *D.intermedia* 9.0 und für *D.rotundifolia* 11.6 %.
- 4 Alle Blätter setzen am selben Punkt der Rosette an. Dies trifft für alle fangfähigen und damit relevanten Blätter in ausreichendem Maß zu.
- 5 Rechnerisch wurden die Blätter wie Rechtecke behandelt. Das entspricht natürlich nicht der Realität, ist aber eine notwendige und auch als zulässig erachtete Vereinfachung. (Über die Schwierigkeit, die Größe der Fangfläche zu definieren siehe Anlage 1).

Auf diese Weise wurde die Höhenverteilung der Fangfläche von je 39 zufällig ausgewählten Pflanzen beider Arten errechnet und addiert.

Die so erschatzte durchschnittliche Höhenverteilung beider Arten konnte bei *D.rotundifolia* direkt der Verteilung der Beutetiere, wie sie auf den Klebefallen zu sehen war, gegenübergestellt werden. Der Nullpunkt der Klebefallenskala und der Mittelpunkt der Rosetten lagen in diesem Fall weitestgehend auf derselben Höhe.

Im Falle von *D.intermedia* waren jedoch noch weitere Umrechnungen nötig: Die Klebefallen wurden auch hier bis zum Skalenanfang in den Boden gesteckt, aber die Pflanzen hatten ihren Rosettenmittelpunkt immer einige cm darüber (vgl. Abb.2b, S.9). Zum anderen erwies sich, daß bei dieser Art die im Profil höher

stehenden Arten weniger Fangfläche hatten (vgl. S.107). Die errechnete Verteilung der Fangfläche bezüglich des Rosettenmittelpunkts mußte also sowohl mit der Höhenverteilung der Pflanzen selbst als auch mit der Größe der Pflanzen in Abhängigkeit von deren Höhenverteilung entsprechend korrigiert werden. Die für die Korrektur verwendeten Daten stammen von den langfristig beobachteten Pflanzen (Kap.E).

Ergebnisse

Abb.24 zeigt als Resultat dieser Berechnungen die Verteilung der Fangfläche für beide Sonnentauarten in Relation zur Substratoberfläche. Die Skala entspricht dabei der auf den Klebefallen.

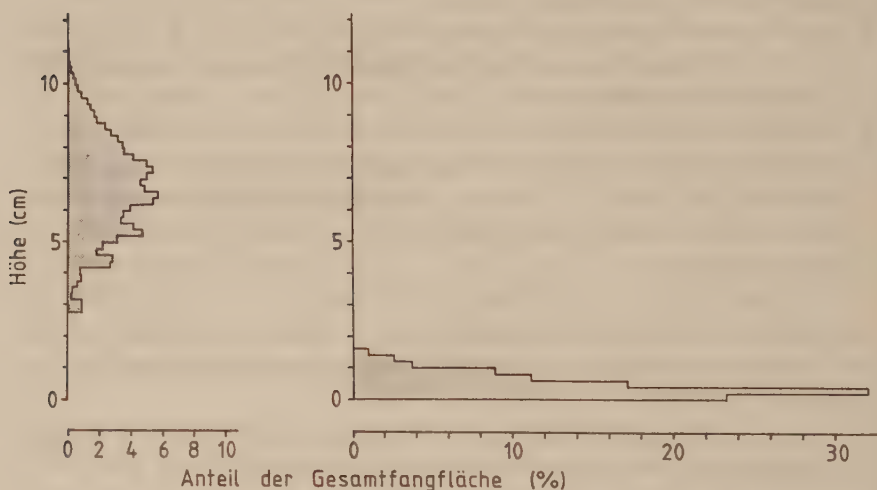


Abb.24: Fangflächen - Höhenverteilung bei *D. intermedia* (links) und *D. rotundifolia* (rechts). Je Art sind 39 Pflanzen berücksichtigt.

Man erkennt, daß diese Verteilung bei den beiden Arten völlig unterschiedlich ist. Während *D.rotundifolia* den weitaus größten Teil seiner Fangfläche (über 90 %) im ersten cm über dem Boden ausbringt, sind bei *D.intermedia* die untersten drei cm fast völlig frei. Allerdings darf nicht übersehen werden, daß dieser untere Teil bei *D.intermedia* in den meisten Fällen unter Wasser liegt. Man könnte ebenso gut argumentieren, daß für diese Art bezüglich der Fangflächenverteilung der Wasserspiegel die Substratoberfläche ist. Die hier gezeigte Darstellung bezieht sich jedoch, wie schon gesagt, auf die Skala der Klebfallen und ihr Sinn besteht darin, eine Bewertung der Fangflächenverteilung bezüglich deren Einfluß auf die Zusammensetzung der Beute zu ermöglichen.

d) Vergleich der Bedeutung von Habitus und Habitat.

Wie bereits auf S.72 erwähnt, läßt sich zeigen, daß das Angebot an Beutetieren in dem jeweiligen Mikrohabitat einen Einfluß auf die Zusammensetzung der Beute hat. Um festzustellen, ob zusätzlich auch die Höhenverteilung der Fangfläche eine Rolle spielt, wurde die Höhenverteilung des Angebots entsprechend der Höhenverteilung der Fangfläche gewichtet (der Anteil eines Taxons in einer bestimmten Höhe der Klebfallen wurde multipliziert mit dem Fangflächenanteil in dieser Höhe) und das Ergebnis erneut mit dem Beutetierspektrum korreliert.

Das Resultat: Die entsprechend der Fangflächenverteilung gewichtete Beuteverteilung auf den Klebfallen zeigte im Falle von *D.rotundifolia* tatsächlich eine deutlich bessere Korrelation mit dem Beutespektrum der Pflanzen von 1984 ($r = 0.80$) als das nicht gewichtete Beuteangebot ($r = 0.55$, vgl. S.72). Der Unterschied der beiden r - Werte ist signifikant mit $p < 0.001$. Der Gesamteinfluß von Angebot und Fangflächenverteilung auf die Zusammensetzung der Beute beträgt somit rechnerisch 64 % (Bestimmtheitsmaß $B = r^2$, ausgedrückt in %).

Im Falle von *D.intermedia* ändert sich jedoch nichts. Die Korrelationskoeffizienten vor und nach der Gewichtung sind identisch ($r = 0.63$).

e) Diskussion

Die verwendete Methode zur Bewertung der Fangflächenhöhenverteilung als Instrument der Nischentrennung bezüglich der Beutetiere hat einige prinzipielle Schwächen, die aus praktischen Gründen nicht zu vermeiden waren:

- 1 Beute und Angebot wurden zu verschiedener Zeit und verschieden häufig gemessen. Die 28 Beuteproben pro Art stammen aus dem Jahr 1984, die fünf Messungen des Angebots aus den Jahren 1986 und 1987. Es ist wahrscheinlich, daß die Tiergruppen von Jahr zu Jahr verschiedene Populationsgrößen haben und dadurch das Beuteangebot schwankt. Außerdem können die Lebenszyklen der Beutetiere und damit zum Beispiel auch deren Auftreten als potentielle Beute im Moor vom Wetter des jeweiligen Jahres abhängen und so um einige Wochen differieren.
- 2 Die Höhenverteilung der Fangfläche von *D.intermedia* mußte auf recht umständliche Art errechnet werden und dürfte daher eine relativ große Fehlerspanne enthalten.
- 3 Die besondere Struktur der Fangfläche (z.B. Blattform, Tentakelform) konnte bei dieser Berechnung natürlich nicht berücksichtigt werden, wäre aber durchaus ein denkbarer Faktor der Pflanzengestalt mit Einfluß auf die Zusammensetzung der Beute (vgl. Anlage 1).
- 4 Die Länge der Klebfallen wurde willkürlich auf 15 cm beschränkt. Dies führt natürlich zu einem stärkeren Kontrast zwischen Angebot und Beute bei *D.rotundifolia*, der fast nur im untersten Zentimeter fängt, als bei *D.intermedia*, der einen 9 cm breiten Bereich in der Mitte der Spieße bestreicht. Wären die Fallen 30 cm lang gewesen, hätte sich vielleicht auch für *D.intermedia* ein Unterschied zwischen dem Angebot mit und dem ohne Gewichtung durch die Fangfläche ergeben.
- 5 Auch die Klebfallen fangen selektiv. Im Grunde werden nicht Angebot und Beute verglichen, sondern zwei selektive Fangapparate, nämlich die Fangblätter des Sonnentaus und die leimbestrichenen Holzstäbchen. Es gibt keine wirklich objektive Fangmethode. Zwar ist der Insektenleim sehr effektiv, aber gerade das führt dazu, daß mit den Klebefallen auch Tiere gefangen werden, die für den Sonnentau wegen ihrer Größe und

Stärke oder aber wegen ihrer sehr geringen Ausmaße als Beute gar nicht in Frage kommen (vgl. Anlage 2).

Diese Schwachpunkte stellen aber im Wesentlichen nicht das Prinzip, sondern die Genauigkeit der Methode in Frage und machen damit lediglich eine quantitative Aussage weniger wertvoll.

Qualitativ erscheint es immerhin nachweisbar, daß sowohl das Angebot an Arthropoden in den beiden Mikrohabitaten als auch die Höhenverteilung der Fangfläche die Zusammensetzung der Beutespektren von *D.rotundifolia* und *D.intermedia* beeinflussen.

Tab.11 zeigt einige interessante Befunde, auf die bisher noch nicht eingegangen wurde und die mit der unterschiedlichen Selektion von Pflanzen und Klebefallen sowie mit der begrenzten Länge der Klebefallen zusammenhängen mögen. Einige Tiergruppen fallen durch besonders hohe oder niedrige D - Werte auf:

1. Adulte *Lepidoptera* und *Saltatoria* konnten nur auf den Klebefallen, nie aber im Beutetierspektrum des Sonnentaus gefunden werden und zeigen daher den maximal negativen Wert $D = -1$. Die Heuschrecken sind sicherlich zu kräftig, als daß der Sonnentau sie festhalten könnte, und die Schmetterlinge lassen wahrscheinlich eher ein paar Flügelschuppen auf dem Fangschleim des Sonnentaus zurück, als selbst dort festzukleben. Die künstlichen Fallen sind da, wie schon gesagt, wesentlich gnadenloser und fangen im Grunde alle Arthropoden, die mit ihnen irgendwie in Berührung kommen.
2. Auch die Fransenflügler zeigen eine gleichgerichtete Diskrepanz der relativen Häufigkeiten in Mikrohabitat und Beute, die auffälligerweise bei *D.rotundifolia* wesentlich ausgeprägter ist. Das legt die Vermutung nahe, daß der stark nach oben orientierte Aufenthaltsbereich dieser Tiergruppe (betrifft vor allem das Mikrohabitat von *D.rotundifolia*, vgl. Abb. 25), eine weit größere Häufigkeit der Tiere auf den Klebefallen ergibt im Vergleich zu ihrer Häufigkeit im tatsächlichen Fangbereich des Sonnentaus. *D.rotundifolia* fängt nur im ganz unteren Höhenbereich, und deswegen ist die Diskrepanz zwischen dem Anteil der Fransenflügler auf Klebefallen und Sonnentau hier größer als bei *D.intermedia*.

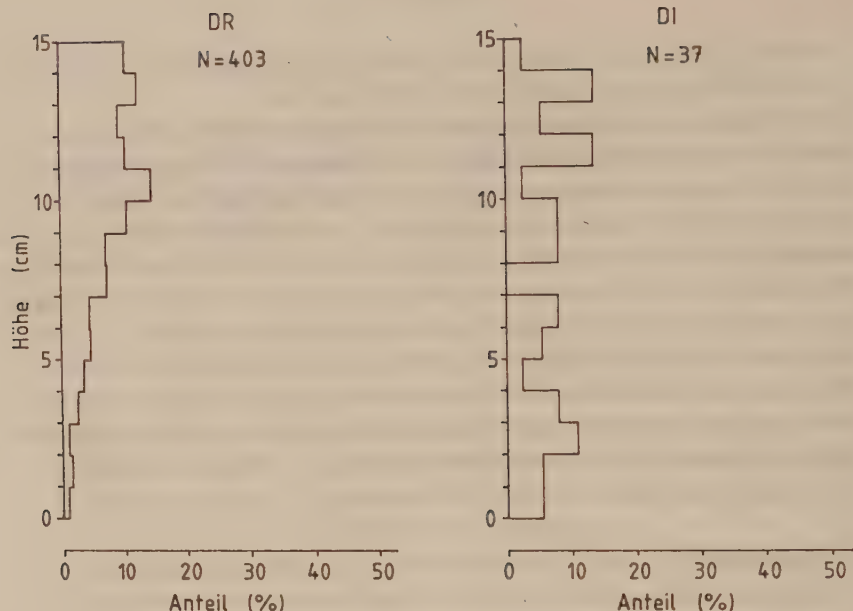


Abb.25: Höhenverteilung der Fransenflügler (Thysanoptera) in den Mikrohabitaten der beiden Sonnentauarten.

3. *Macrosteles ossiannilssoni* fällt mit seiner offensichtlichen Fähigkeit, eine Gefangennahme durch den Sonnentau zu vermeiden, besonders auf, denn diese Tiere sind nicht kräftig genug, sich aus dem Fangschleim des Sonnentaus freizukämpfen, und sie haben auch keine Schuppen, die, ähnlich wie bei den Schmetterlingen, eine Gefangennahme zu vermeiden helfen. Auch die Tendenz, sich weit über dem Sonnentau aufzuhalten, ist nicht so ausgeprägt wie bei den Fransenflüglern und kann daher nicht als alleinige Erklärung des Befundes dienen. Trotzdem sind die Tiere weitaus (bis über 100 mal) häufiger in der Nähe des Sonnentaus anzutreffen (Klebefallen), als ihrem Anteil im Beutetierspektrum entspricht. Dementsprechend niedrig ist ihr D - Wert. Dies trifft vor allem auf die adulten Exemplare zu. Besonders ein Vergleich mit den anderen Zikadenarten betont diese außergewöhnliche Diskrepanz, denn bei diesen kann ein ähnlich gerichteter Unterschied in keiner Weise gesehen werden (vgl. Tab.11). Über die möglichen Ursachen dieses Befundes bezüglich *Macrosteles ossiannilssoni* soll auf Seite 137f ausführlich diskutiert werden.

5. Der Einfluß des Wetters auf die Fangleistung

a) Einleitung

Das Mikroklima, das in den beiden Mikrohabitaten offensichtlich verschieden ist, wird zum Teil von den physikalischen Voraussetzungen in den Büten und Schlenken bestimmt, ganz sicher aber auch von den allgemeinen Wetterverhältnissen. Wie schon Abb.10 gezeigt hat, ist zum Beispiel der Temperaturunterschied zwischen den beiden untersuchten Kleinbiotopen bei höherer Lufttemperatur in 1 m Höhe ebenfalls größer. Auch dürfte es für die Lebensfunktionen sowohl der Beutetiere als auch der carnivoren Pflanzen von großer Bedeutung sein, ob es regnet oder ob die volle Sonne die Mooroberfläche aufheizt.

Limitierender Faktor für den Sonnentau ist, wie schon gezeigt, die tierische Beute. In diesem Zusammenhang war es von Interesse herauszufinden, ob und wie stark die Fangleistung der Pflanzen vom Wetter abhängt und ob es auch hier prinzipielle Unterschiede zwischen *D.rotundifolia* und *D.intermedia* gibt.

b) Methodik

Wie die Fangleistung der Pflanzen gemessen wurde und welche Probleme sich dabei ergaben, ist auf Seite 94 ausführlich dargestellt. Die Wetterdaten wurden vom Deutschen Wetterdienst in München zur Verfügung gestellt. Es handelt sich dabei, wie auch bei den Untersuchungen zur Ameisenwirkung, um Tagesmitteltemperatur, Sonnenscheindauer und um die Niederschlagsmenge bei den nächstgelegenen Wetterstationen (vgl. S.59).

Eine Korrelation der Beutemenge des Sonnentaus ausschließlich mit den Wetterdaten desselben Tages war nicht sinnvoll, da die gefundenen Tiere unter Umständen mehrere Tage zuvor gefangen worden sein können. Daher wurden verschiedene Gewichtungsformeln ausprobiert, welche auch die Wetterdaten früherer Tage berücksichtigten, allerdings mit entsprechend geringerem Gewicht. Als am besten geeignet erwies sich der nach folgender Formel berechnete Koeffizient:

$$WK = 8 A + 8 B + 8 C + 4 D + 2 E + F$$

wobei WK = Wetterkoeffizient, A = der Wetterwert an dem Tag, an dem die Pflanzen inspiziert wurden, B = der Wetterwert am Tag zuvor, C = der Wetterwert zwei Tage zuvor etc.. Dieser Koeffizient zeigte von vielen Alternativen die besten Korrelationen mit der Fangleistung bei beiden Sonnentauarten und wurde daher für alle Berechnungen verwendet. Alle hierzu verwendeten Daten stammen aus dem Jahr 1985.

c) Ergebnisse

Tab.12 zeigt die Korrelationsmatrix für die nach der obigen Formel berechneten Wetterwerte und die Fangleistung beider Sonnentauarten. Berücksichtigt wurden dabei dieselben Pflanzen wie für die Berechnungen, die in Kap.E beschrieben sind.

Temp	Sonn e	TGdB DI	TGdB DR	
-0.027	-0.242	-0.230	-0.088	Regen
32	32	32	32	
0.428	0.090	0.101	0.318	
	<u>0.773</u>	<u>0.558</u>	<u>0.461</u>	Temp.
	32	32	32	
	0.000	0.001	0.004	
		<u>0.564</u>	<u>0.335</u>	Sonne
		32	32	
		0.001	0.029	
			<u>0.616</u>	TGdB DI
			32	
			0.000	

Tab.12: Korrelationsmatrix für gewichtete Wetterdaten (Regenmenge, Tagesmitteltemperatur, Sonnenscheindauer) und Fangleistung (TGdB) von *D.rotundifolia* (DR) und *D.intermedia* (DI). Es sind jeweils nacheinander der Korrelationskoeffizient r, der Stichprobenumfang und die Wahrscheinlichkeit p angegeben. Signifikante r-Werte (mit $p < 0.05$) sind unterstrichen. Näheres im Text.

Bei den drei Wetterkoeffizienten gibt es nur einen signifikanten Zusammenhang: Viel Sonne sorgt für hohe Tagestemperaturen.

Die Fangleistungen der beiden Arten sind ihrerseits hoch miteinander korreliert ($r = 0.61$). Betrachtet man die Zusammenhänge zwischen den klimatischen Faktoren und der Fangleistung, dann ergeben sich für beide Arten positive und hochsignifikante Korrelationen mit der Temperatur und der Sonnenscheindauer, wobei die entsprechenden Koeffizienten bezüglich *D.intermedia* in beiden Fällen signifikant höher sind als bezüglich *D.rotundifolia*.

Berechnet man mit multipler Regression den Einfluß aller drei gemessenen Wetterfaktoren gemeinsam auf die Fangleistung, so erhält man für die beiden Sonnentauarten folgende Werte für r und B (B = Bestimmtheitsmaß):

D.rot.: $R = 0.47$, $B = 0.22$, $p < 0.01$,

D.int.: $R = 0.61$, $B = 0.38$, $p < 0.001$.

Die Fangleistung von *D.intermedia* wird also zu einem fast doppelt so hohen Anteil (38 %) wie bei *D.rotundifolia* (22 %) vom Wetter bestimmt. Der Unterschied ist signifikant mit $p < 0.001$.

Diskussion

Die Fangleistung der beiden Sonnentauarten ist also nachweislich zu einem gewissen Teil vom Wetter abhängig.

Eine Erklärung dafür kann gefunden werden, wenn man sich überlegt, an welchen Punkten die Wetterfaktoren ansetzen. Sonnenstrahlung bewirkt in beiden Mikrohabitaten sehr schnell einen starken Temperaturanstieg (vgl. Abb.12). Dieser führt wahrscheinlich zu einer erhöhten Aktivität der Pflanzen: Die Reaktionsfähigkeit des Sonnentaus und damit seine Fangfähigkeit dürfte steigen. Außerdem erhöht sich wohl auch die Aktivität der potentiellen Beutetiere: Die Frequenz der Kontakte zwischen Beute und Klebefallen dürfte damit ebenfalls steigen. Beides müßte sich also gleichgerichtet positiv auf die Fangleistung auswirken.

Warum aber ist dieser Wettereinfluß bei *D.intermedia* fast doppelt so groß wie bei *D.rotundifolia*?

Eine mögliche Antwort geben die Untersuchungen bezüglich der Ameisen, deren Aktivität ja mit zunehmender Wärme ebenfalls ansteigt (Abb.14). Also könnte der positive Einfluß "guten" Wetters auf die Fangaktivität des Sonnentaus durch die ebenfalls zunehmenden Plünderungen durch die Ameisen teilweise wieder kompensiert werden (vgl. S.64f). Schließlich wurde als Fangleistung sehr wahrscheinlich die Resultierende aus der tatsächlichen Fangaktivität der Pflanzen und der nachfolgenden Plünderung durch Ameisen gemessen (vgl. S.96).

Eigentlich wäre aus der Betrachtung des Mikrohabitats heraus zu erwarten gewesen, daß Regenfälle sich auf die Fangleistung zumindest von *D.intermedia* auswirken müßten. Hier stehen die Pflanzen nach starken Niederschlägen unter Umständen ganz unter Wasser und können daher nichts mehr fangen. Da dieser Umstand aber höchstens ein bis zwei Tage anhält, nämlich bis das Wasser von Moorboden aufgenommen worden ist, wäre es möglich, daß die lange Frist, über welche die Wetterdaten nach der gezeigten Formel summiert wurden, einen solchen relativ kurzzeitigen Einbruch in der Fangleistung weitgehend verschleift. Tiere, die ein paar Stunden vor Regenfällen gefangen wurden, werden nach meinen Beobachtungen nur sehr selten von Wassertropfen weggeschlagen oder in stehendem Wasser losgelassen. Erst nach längerer Zeit, wenn die Verdauung weitgehend beendet ist und auch die Tentakel sich zurückgezogen haben, ist der Rest des Beutetieres wieder "freigegeben" und kann durch Regen entfernt werden. Andererseits könnten unmittelbar vor einem Regen gefangene Beutetiere besonders leicht "abgeregnet" werden, solange die Umhüllungsreaktion der Pflanze noch nicht eingesetzt hat. Dies wäre aber nur in einer sehr kurzen Zeitspanne nach dem Gefangenwerden möglich.

Wie auch immer, ein Einfluß der Regenmenge läßt sich nur vermuten, mit den vorliegenden Daten aber nicht statistisch nachweisen.

E Der Zusammenhang von Eigenschaften und Leistungen

1. Einleitung

Die bisherigen Untersuchungen zur Nischentrennung von *D. rotundifolia* und *D. intermedia* sind im wesentlichen Momentaufnahmen. Die langfristig angelegten Beobachtungen an den gefütterten Pflanzen sind hier eine Ausnahme, haben dafür aber eine andere Einschränkung: Man kann bei den Fütterversuchen zwar besser unterscheiden zwischen der Wirkung der Beute auf die Pflanze und dem Einfluß der Pflanze auf die Fangleistung, aber trotz der Tatsache, daß die Futtermenge sich im Rahmen des natürlicherweise Vorkommenden bewegt, ist eine Zusatzfütterung doch ein künstlicher Eingriff.

Um zum einen jegliche Artefakte ausschließen zu können, und zum anderen weiteren Unterschieden in der Lebensweise der beiden Sonnentauarten auf die Spur zu kommen, sollten die Eigenschaften und Leistungen einiger Pflanzen über längere Zeit hinweg gemessen werden und über eine Korrelationsanalyse auf mögliche Kausalzusammenhänge hin untersucht werden. Außerdem sollte die Übertragung einiger Eigenschaften und Wirkungen über den Winter hinweg beobachtet werden. Daher wurden die Messungen über einen Zeitraum von zwei Jahren ausgedehnt.

2. Methodik

Aus praktischen Gründen war es nicht möglich, rein zufällig ausgewählte Pflanzen in genügender Anzahl über längere Zeit zu beobachten. Daher wurden solche Gruppen von Pflanzen ausgewählt, die für die jeweilige Art in Habitus und Habitat typisch erschienen und gleichzeitig so nahe beieinander standen, daß eine Beobachtung auch einer großen Zahl von Individuen durchführbar wurde.

Von beiden Arten wurden je über 100 Pflanzen mit Hilfe eines über den Boden gelegten Rasters aus Schnüren, die in je 10 cm Entfernung senkrecht und waagrecht zwischen einen Holzrahmen gespannt waren, kartiert und nummeriert. Auf diese Weise war eine Reidentifikation bei jedem Kontrollbesuch leicht möglich. Dennoch gingen einige Pflanzen im Laufe der Zeit "verloren", das heißt,

sie waren nicht mehr sicher zuzuordnen und mußten von weiteren Messungen ausgeschlossen werden. Über den vollen Zeitraum von zwei Jahren (bei *D.int.* 1984/85, bei *D.rot.* 1985/86) blieben daher weniger Pflanzen übrig als ursprünglich kartiert (für *D.int.* 75, für *D.rot.* 57). Die Messungen wurden in Abständen von etwa 4 bis 5 Tagen durchgeführt.

Zwei Parameter der Pflanzen (Fangfläche, Biomasse) konnten nicht direkt gemessen werden, da die Pflanzen dazu hätten geerntet werden müssen. Daher wurde der Umweg über Eichkurven gewählt. Zu diesem Zweck wurden 32 *D.rotundifolia* und 38 *D.intermedia* aller vorkommenden Größenbereiche in der Mitte der Vegetationszeit geerntet, vermessen, getrocknet und gewogen. Im einzelnen wurden vor der Trocknung der Rosettenradius, die Blattzahl, die Längen und Breiten aller Blätter und die Zahl der Früchte bestimmt. Die Fangfläche eines Blattes wurde als Länge mal Breite des Blattes definiert (vgl. Anlage 1). Die Gesamtfangfläche der Pflanzen ergab sich aus der Summe der einzelnen Blattfangflächen.

Das Produkt aus Rosettenradius (R) und Blattzahl (B) erwies sich als sehr gutes Eichmaß für die Gesamtfangfläche (MFF) einer Pflanze. Die Korrelationskoeffizienten der Eichkurven waren:

D.rot.: $r = 0.97$, $p < 0.001$,

D.int.: $r = 0.96$, $p < 0.001$.

Die mittlere Abweichung der tatsächlichen Werte von den errechneten betrug 17.0 % (*D.intermedia*) bzw. 14.7 % (*D.rotundifolia*) und war damit gering genug, um die Eignung der Regressionsgeraden als Eichkurve zu zeigen.

Aus Abb.4 geht hervor, daß die Größe der Fangfläche über das ganze Jahr keine Konstante ist. Um dieser Tatsache Rechnung zu tragen, wäre es an sich besser gewesen, eine über das ganze Jahr integrierte Fangfläche zu verwenden. Stichprobenberechnungen bei *D.intermedia* haben allerdings ergeben, daß die Ergebnisse der Korrelationsanalyse bei Verwendung der integrierten Fangfläche nicht anders waren als bei Verwendung der genannten Gesamtfangfläche. Außerdem war es bei *D.rotundifolia* aus technischen Gründen unmöglich, die Fangfläche aller Pflanzen über das ganze Jahr hinreichend genau aus den Fotos abzulesen (vgl. S.11). Daher wurde im weiteren zur Vereinfachung der Rechenvorgänge, und um bei beiden Sonnentauarten vergleichbare Werte zu erzielen, die

als Maximalwert bezeichnete Fangfläche in der Mitte der Vegetationszeit verwendet.

Ähnlich gute Korrelationen ergaben sich zwischen ($R * B$) und der Biomasse (MBM) der Pflanzen *abzüglich der Früchte*, deren Gewicht getrennt bestimmt wurde:

$$D.rot.: r = 0.95, p < 0.001,$$

$$D.int.: r = 0.96, p < 0.001.$$

Das Durchschnittsgewicht der reifen Früchte erwies sich als signifikant unterschiedlich für beide Arten:

$$D.rot.: 2.22 \text{ mg} \pm 0.45 \text{ (SD)}, N = 60,$$

$$D.int.: 4.30 \text{ mg} \pm 0.71 \text{ (SD)}, N = 38.$$

Es mußte für eine rechnerische Bestimmung der Gesamtbiomasse dem Ergebnis der Eichkurven hinzugefügt werden. Insgesamt ergaben sich dadurch etwas höhere, aber trotzdem tolerierbare Abweichungen der errechneten von den gemessenen Biomassewerten (bei *D.int.* 18.2 %, bei *D.rot.* 32.9 %).

Die Früchte (Früc) wurden gezählt, als sie reif waren (im August). Auf diese Weise gingen Knospen oder Blüten, die nicht zu Früchten wurden (einige vertrockneten vorher) nicht in die Berechnung ein.

Als Vegetationsdauer (Vegda) galt die Zeit, in der die Pflanze fangfähig war, also vom Auftreten der ersten fangfähigen Blätter (auch wenn sie von Wasser oder Moos bedeckt waren) bis zum Rückzug in die Winterrosette (Verlust der Fangfähigkeit).

Die Biomasse der Winterrosette (TGdWR) wurde ebenfalls mit Hilfe einer Eichkurve bestimmt. Folgende Gleichungen erwiesen sich als am besten geeignet:

$$D.rot.: TG = 0.1043 * D^2 + 0.37, N = 25,$$

$$D.int.: TG = 0.0205 * D^2 + 1.72, N = 27.$$

wobei TG = das Trockengewicht der Winterrosette (mg), D = der Rosettendurchmesser (mm) und N = die Zahl der Pflanzen, die zur Erstellung der Eichkurve vermessen und gewogen wurden. Den Gleichungen liegt die rechnerische Annahme zugrunde, daß die Winterrosette einen Zylinder darstellt, dessen Durchmesser gleich der Höhe ist. Die mittlere Abweichung der gemessenen von den errechneten Trockengewichtswerten betrug bei *D.intermedia* 12 % und bei *D.rotundifolia* 15.8 %. Die Winterrosetten wurden jeweils im Spätherbst vermessen (Oktober oder November), als der Rückzug aus der Sommerrosette in allen Fällen komplett abgeschlossen war.

Bei *D. rotundifolia* sind die Winterrosetten im Herbst zum Teil nicht mehr sichtbar, da die Pflanzen um diese Zeit das Längenwachstum einstellen und daher regelmäßig von *Sphagnum* überwachsen werden (vgl. Anlage 1). Wegen der geringen Zahl gefundener Rosetten bei dieser Art im Herbst 1986 ($N = 32$, vgl. Tab. 13) wurde dieser Parameter im Kausalschema nicht berücksichtigt, da eine partielle Korrelation nur durchgeführt werden kann, wenn alle verwendeten Parameter von allen Pflanzen gemessen wurden.

Die Zahl der neugebildeten Winterrosetten, entstanden durch Blattachselknospen, wurde ebenfalls im Spätherbst festgestellt. Frische Knospungen konnten jedoch auch im Sommer gefunden werden. Vegetative Vermehrung konnte generell nur bei *D. intermedia* beobachtet werden, daher fehlt dieser Parameter bei *D. rotundifolia*.

Das Trockengewicht der Beutetiere (TGdB) zu bestimmen war weniger einfach. Die Tiere konnten natürlich nicht von den Blättern entfernt werden, weil dadurch die Resorption der verdauten Substanzen und damit auch die Reaktion der Pflanzen gestört worden wäre. Außerdem wäre ein Tier entfernt und gewogen worden, das eventuell schon einen Teil seiner Körpersubstanz verloren hätte. Die Tiere mußten also auf den Blättern verbleiben und trotzdem gemessen werden. Als beste Methode dazu erwies sich eine Eichkurve zwischen den Ausmaßen der Tiere und deren Trockengewichten. Um eine solche Eichkurve aufstellen zu können, wurde ein Netzfang von 100 im untersuchten Moor vorkommenden Arthropoden verschiedenster Art und Größe vermessen, getrocknet und gewogen.

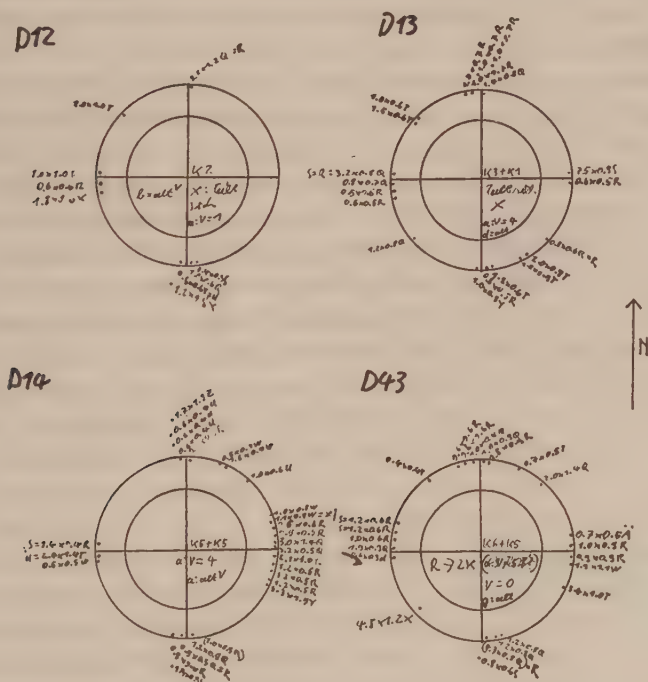
Aufgrund der vielfältigen Formen der als Beute in Frage kommenden Tiere genügte eine Längenmessung allein nicht. Daher wurden Länge und Breite der Tiere nach der folgenden Formel zu einem hypothetischen Volumen umgesetzt unter der stark vereinfachenden Annahme, daß die Tiere einem länglichen Zylinder gleichen:

$$V = (B/2)^2 \times L,$$

wobei V = das hypothetische Volumen, B = die Breite und L = die Länge des Tieres. Diese Formel ergab Werte, die sich mit dem Trockengewicht der Tiere sehr gut korrelieren ließen ($r = 0.985$; $p < 0.001$). Die Übereinstimmung zwischen errechneten und gemessenen Werten konnte noch leicht erhöht werden, indem die Eichgerade in vier Teile zerlegt und dadurch der Verteilung der Punkte

besser angepaßt wurde. Es ergab sich eine mittlere Abweichung zwischen errechneten und gemessenen Werten von 23.6 %. Diese Abweichung war, wohl aufgrund der geringeren Messgenauigkeit, bei den kleinen Tieren höher als bei den großen. Da kleine Tiere naturgemäß für den Sonnentau als einzelne Beute geringere Bedeutung haben, ergibt sich dadurch noch eine Verbesserung der praktischen Genauigkeit der verwendeten Meßmethodik.

Im Freiland wurden Länge und Breite der Beutetiere mit einer Schublehre gemessen und auf eine Nord-Süd-orientierte stilisierte Rosette übertragen (Abb.26). Dadurch war es möglich, Tiere wiederzuerkennen, die bereits bei einem früheren Kontrollbesuch registriert worden waren. Die Notizen über die verschiedenen Messtage konnten dabei durch Buchstaben und Farbe auseinandergehalten werden.



Die Versuche zur Wirkung der Ameisen als Plünderer (S.58f) hatten ergeben, daß besonders bei *D.rotundifolia* viele der gefangenen Tiere offensichtlich wieder entfernt werden und so der Pflanze gar nicht zugute kommen. Da sich aber gezeigt hat, daß diese Plünderungen meist kurz nach dem Fangen stattfinden und daher Tiere, die zwar gefangen, aber nicht genutzt werden, nur kurze Zeit auf den Pflanzen verbleiben, ist anzunehmen, daß fast nur solche Tiere bei der Messung der Fangleistung registriert wurden, die auch tatsächlich von den Pflanzen verwertet wurden. Bei der Messung der Fangleistung und der Interpretation der Daten und Ergebnisse wird daher immer davon ausgegangen, daß die registrierte Beute gleich der verwerteten ist.

Die Fangleistung pro Biomasse (FL/BM) ergab sich aus dem Trockengewicht aller gefangenen Beutetiere eines Jahres und der maximalen Biomasse der Pflanze, die in der Mitte der Vegetationsperiode gemessen wurde.

Zusammenhänge zwischen Mortalität und anderen Parametern der Pflanzen konnten allerdings nicht durch Korrelation erfaßt werden, da eine einfache Produktmomentkorrelation fragwürdig wird, wenn eine der beiden Variablen nur zwischen 0 (= tot) und 1 (= lebt weiter) schwanken kann. Daher wurden für diesen Parameter Pflanzen, die im nächsten Jahr wiedergefunden werden konnten, anhand einiger Eigenschaften mit denen verglichen, die offensichtlich nicht überlebten. Dabei wurden Pflanzen, die im zweiten Beobachtungsjahr nicht mehr gefunden werden konnten, als abgestorben betrachtet. Pflanzen, die aufgrund ihrer Lageveränderung (bei *D.intermedia*, vgl. S.124) nicht mehr reidentifizierbar waren, konnten gut von den gestorbenen unterschieden werden, daher ist nicht zu erwarten, daß Pflanzen überlebten, aber als eingegangen registriert wurden.

Ein Nachbarkoeffizient (NK) diente dazu, Einflüsse von Nachbarpflanzen der gleichen wie der anderen Sonnentauart aufzudecken. Dabei sollte sowohl die Entfernung als auch die Größe der Nachbarn (gemessen als deren Fangfläche) berücksichtigt werden. Zu diesem Zweck wurden die Pflanzen aus etwa 1 m Höhe zusammen mit einem Metermaß fotografiert. Die Diapositive wurden auf ein Blatt Papier projiziert. Hier konnte die Lage der Pflanzen sowie deren Blattzahl und Rosettenradius notiert werden. Ein speziell entworfenes Computerprogramm errechnete dann aus den Koordinaten

und den Ausmaßen der Pflanzen (über Eichkurven, vgl. S.92) unter Berücksichtigung des Abbildungsmaßstabs einen Nachbarkoeffizienten, der alle Pflanzen miteinbezog, die auf dem Plan zu finden waren. Die Fläche des fotografierten und für die Berechnung berücksichtigten Areals lag jeweils bei etwa 0.1 m². Bei der Berechnung wurde davon ausgegangen, daß der nachbarschaftliche Einfluß mit dem Quadrat der Entfernung zwischen den Pflanzen abnimmt. Der Nachbarkoeffizient berechnet sich nach folgender Formel:

$$NK = \sum_{i=1}^N (G/D^2)_i,$$

wobei G = die Größe der benachbarten Pflanze, gemessen in cm² Fangfläche, D = die Distanz zwischen der betrachteten Pflanze und deren Nachbarpflanze und N = die Zahl der berücksichtigten Nachbarpflanzen. Der Koeffizient reicht von null bis theoretisch unendlich und ist umso höher, je näher, je größer und je zahlreicher die Nachbarpflanzen sind. Ein Beispiel soll die Aussage dieses Parameters verdeutlichen: Hat eine Pflanze einen einzigen Nachbarn mit 5 cm² Fangfläche in 1 cm Entfernung, so ergibt sich nach obiger Formel ein Wert für NK von 5. Gibt es einen einzigen Nachbarn mit 2 cm² Fangfläche in 4 cm Entfernung, so lautet NK = 0.125. Sind beide Nachbarn zugleich vorhanden, so ergibt sich ein Wert für NK von 5.125. In der Praxis wurden für den Nachbarkoeffizienten Werte bis etwa 30 erreicht.

Im Falle von *D.rotundifolia* wurde für das Jahr 1986 zusätzlich zu dem intraspezifischen Nachbarkoeffizienten, wie er in den anderen Berechnungen verwendet wurde, ein interspezifischer (NK inter) und einer, der beide Einflüsse vereint (NK i+r) berechnet.

Bei *D.intermedia* war das nicht möglich, da in der Nähe der Pflanzen, die für die Korrelationsanalyse berücksichtigt wurden, keine Pflanzen der anderen Art vorkamen. Der interspezifische Nachbarkoeffizient wäre demnach bei allen Pflanzen von *D.intermedia* gleich oder fast gleich null.

Zwischen den registrierten Pflanzen von *D.rotundifolia* dagegen kamen einige verkümmerte Individuen von *D.intermedia* vor (vgl. S.125), so daß in diesem Fall die Berechnung eines interspezifischen Nachbarkoeffizienten möglich war. Die erwähnten Exemplare von *D.intermedia* waren an der Kausalanalyse anson-

sten nicht beteiligt, da sie nicht während der gleichen Zeit wie die anderen Individuen dieser Art beobachtet wurden.

Die Höhe (Profil) der Pflanzenstandorte relativ zueinander wurde in der Mitte der Vegetationsperiode gemessen. Beide Sonnentauarten wurden dabei in Bezug zu derselben Höhenskala gesetzt (zur Messmethodik siehe auch S.21). Als Bezugspunkt für weiter voneinander entfernte Pflanzengruppen diente der durchschnittliche Wasserstand, der über die gesamte Vegetationszeit direkt neben den registrierten Pflanzen mitgemessen wurde. Eine einmalige Wasserstandsmessung wäre in diesem Zusammenhang nicht sinnvoll gewesen, da der Wasserspiegel, besonders nach Regenfällen, wegen der engporigen und damit relativ undurchlässigen Bodenstruktur des Torfs kleinräumig stark schwanken kann (Wilmanns 1978). Die relative Höhe der Pflanzen wurde bei *D.intermedia* im Jahre 1984 noch nicht in der genannten Weise gemessen, sondern nur in drei Gruppen aufgeteilt, und steht daher bei der partiellen Korrelation nicht zur Verfügung. Dafür wurden die Pflanzen im Jahr 1986 noch einmal auf ihre Höhenverteilung hin untersucht, um eine Veränderung von einem Jahr zum anderen festhalten zu können.

Alle genannten Parameter wurden für *D.intermedia* 1984/85 und für *D.rotundifolia* 1985/86 gemessen.

Generell ist zu sagen, daß die nicht vermeidbaren methodischen Ungenauigkeiten für beide Sonnentauarten gleichermaßen gelten, so daß Aussagen über Unterschiede zwischen den Arten davon unberührt bleiben. Streuungen der Einzelwerte aufgrund von Eichkurvenungenauigkeiten können allenfalls Korrelationen und deren Signifikanz verringern, nicht jedoch in Wirklichkeit nicht vorhandene Zusammenhänge als Artefakte erzeugen.

2. Ergebnisse und Diskussion

Die Mittelwerte der gemessenen Parameter und die Unterschiede, die sich hier zwischen den beiden Sonnentauarten zeigten, werden auf Seite 125 ausführlich besprochen. Zunächst soll aber auf die Korrelationsanalyse eingegangen werden.

a) Einfache Korrelationen

Die einfachen Korrelationen zwischen den wichtigsten Parametern aus beiden Beobachtungsjahren sind in Tabelle 13 für beide Sonnentauarten aufgelistet. Über die Einschränkungen bei der Interpretation der Korrelationen siehe auch S.109.

Die Biomasse der Pflanzen im Sommer ist verständlicherweise bei beiden Sonnentauarten stark positiv korreliert ($r > 0.5$) mit Parametern, die einen Teilbereich der gesamten Pflanzenbiomasse vertreten (Fangfläche und Früchtezahl vertreten Blätter und Infloreszenz) und mit Parametern, welche die gesamte Biomasse zu einem anderen Zeitpunkt beschreiben (z.B. Winterrosette oder Sommerpflanze im folgenden den Jahr). Sehr gute Zusammenhänge ergeben sich auch mit der Fangleistung: Das Trockengewicht der Pflanzen ist meist stark positiv korreliert mit dem Trockengewicht der Beute (in Klammern jeweils das betreffende Jahr):

D.int.: $r = 0.83$ (84), $r = 0.88$ (85);

D.rot.: $r = 0.61$ (85), $r = 0.21$ (86);

Tab.13: Korrelationsmatrix für die Eigenschaften und Leistungen der beiden Sonnentauarten. Es sind nacheinander der Korrelationskoeffizient r , die Zahl der berücksichtigten Pflanzen und die Wahrscheinlichkeit p angegeben, $p < 0.05$ bedeutet Signifikanz. NK: Nachbarschaftskoeffizient. MFF: Fangfläche. MBM: Biomasse der Pflanze im Sommer. FRÜ: Zahl der Früchte. Vegda: Dauer der Vegetationszeit. TGdWR: Biomasse der Pflanze im Winter. TGdB: Trockengewicht der Beute. FL/BM: Fangleistung pro Pflanzenbiomasse. Profil: relative Höhe des Standorts. DPro8586: Veränderung der Standorthöhe im Laufe eines Jahres. RZahl: Zahl der Rosetten. Genaueres im Text.

Drosera intermedia

[illegible]

Drosera rotundifolia

Die Fangfläche der Pflanzen zeigt, ebenfalls erwartungsgemäß, eine meist noch stärker positive Beziehung zur Fangleistung als die Biomasse. Zum einen ergibt sich dieser Zusammenhang daraus, daß große Pflanzen nachweislich zahlenmäßig mehr Beutetiere fangen (nicht in Tab.13 aufgeführt). Zum anderen läßt sich aus den Abbildungen 27 und 28 ersehen, daß bei beiden Sonnentauarten auch die durchschnittliche Beutegröße mit der Fangfläche zunimmt und damit die positive Verbindung zwischen Fangfläche und Fangleistung mitbestimmt.

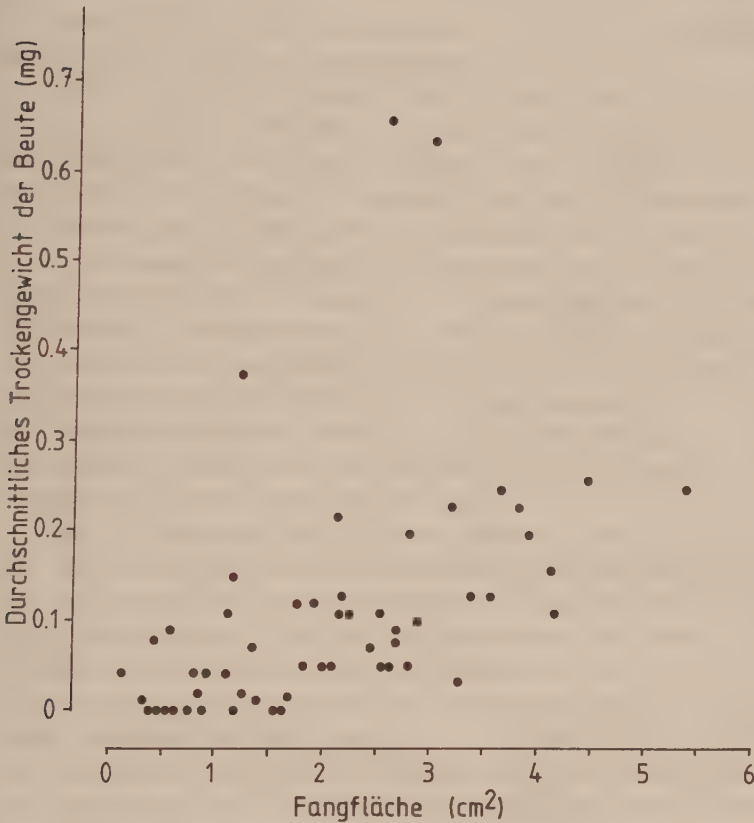


Abb.27: Durchschnittliches Trockengewicht der Beutetiere von *D. rotundifolia* im Jahre 1985 in Abhängigkeit von der Gesamtfangfläche der Pflanze.

Große Pflanzen beider Arten fangen also nicht nur mehr, sondern auch größere Tiere. Die Steigung b der Regressionen zwischen Fangfläche und mittlerer Beutebiomasse ist bei *D.rotundifolia* (Abb.27) etwa dreimal so steil wie bei *D.intermedia* (Abb.28):

D.rot.: $b = 0.052$,

D.int.: $b = 0.017$.

(bitte die unterschiedliche Abszissenskala beachten!) Der Unterschied ist signifikant ($p < 0.05$).

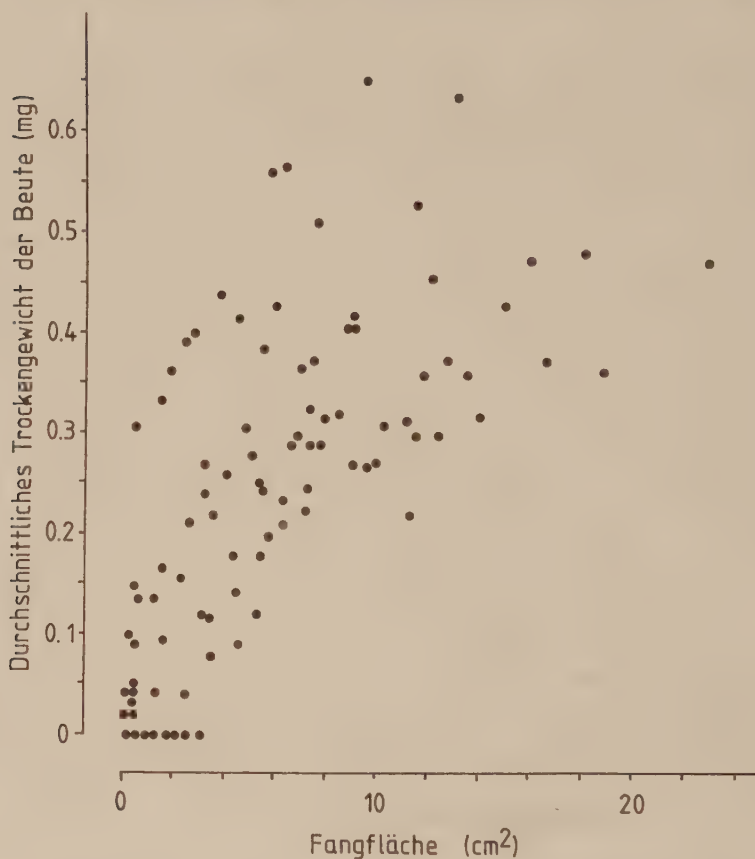


Abb.28: Durchschnittliches Trockengewicht der Beutetiere von *D.intermedia* im Jahre 1985 in Abhängigkeit von der Gesamtfangfläche der Pflanze.

Ebensowichtig erscheint aber, daß auch das mittlere Durchschnittsgewicht pro Beutetier bei *D.intermedia* etwa dreimal höher ist als bei *D.rotundifolia*:

D.rot.: 0.108 mg $\pm$ 0.018 (SE),

D.int.: 0.298 mg $\pm$ 0.017 (SE).

Auch dieser Unterschied ist statistisch abgesichert ($p < 0.001$). Das heißt, daß auch auf diese Weise eine Nischentrennung bezüglich des limitierenden Faktors Beute nachweisbar wird: *D.intermedia* fängt größere Tiere als *D.rotundifolia* (vgl. Anlage 2).

Auch die Korrelation zwischen Fangfläche und Früchtezahl ist positiv (n.s. = nicht signifikant):

D.rot.: $r = 0.26$ (85), $r = 0.13$ (86, n.s.)

D.int.: $r = 0.80$ (84), $r = 0.45$ (85);

Eine große Fangfläche geht also bei *D.intermedia* mit viel Früchten einher. Für *D.rotundifolia* ist ein solcher Befund nur für das Jahr 1985 nachweisbar.

Die Vegetationsdauer zeigt bei *D.intermedia* fast durchwegs positive Verbindungen mit Eigenschaften wie Biomasse, Früchtezahl, Fangleistung etc., deren Erhöhung für die Pflanze von offensichtlichem Vorteil ist. Auffallend sind die negativen Korrelationen mit der Höhe des Pflanzenstandorts ($r = -0.60$ (85)) und dem Nachbarkoeffizienten ($r = -0.45$ (84); $r = -0.40$ (85)). Je höher eine Pflanze steht und je mehr Nachbarn sie hat, desto weniger lang dauert ihre aktive Zeit.

Bei *D.rotundifolia* zeigt die Vegetationsdauer im ersten Jahr nur wenige deutliche Zusammenhänge. Im zweiten Beobachtungsjahr erweist sich, daß im Gegensatz zu *D.intermedia* hier eine lange Vegetationszeit mit weniger Biomasse und weniger Früchten einhergehen kann. Abb.7 auf S.20 zeigt, daß die Produktion einer Infloreszenz für *D.rotundifolia* eine gewaltige Umverteilung ihrer Biomasse von den Blättern in die reproduktiven Teile bedeuten kann. Anders als in dem abgebildeten Fall könnte eine Pflanze auch gezwungen sein, ihre Fangfläche wegen der Fruchtbildung vorzeitig völlig einzuziehen. Damit ist aber definitionsgemäß die Vegetationszeit beendet (vgl. S.93). So könnte die Produktion von Früchten die Vegetationszeit verkürzen. Da es meist die größeren Pflanzen sind, die zum Blühen kommen, wäre damit auch der negative Zusammenhang zwischen Biomasse und Vegetationszeit erklärbar.

Bei *D.intermedia* fanden sich dagegen keine Hinweise darauf, daß die Blütenbildung zu einem vorzeitigen Einzug der Fangfläche führen kann.

Die Biomasse der Winterrosette zeigt ähnliche Verknüpfungen wie die der Sommerpflanzen.

Die Fangleistung pro Pflanze zeigt auch zusätzlich zu der erwähnten Beziehung zur Pflanzenbiomasse bei beiden Sonnentauarten fast nur positive Korrelationen. Ausnahmen bilden der Nachbarkoeffizient und, wie später noch gezeigt wird, die Höhe, in der die Pflanzen stehen.

Die Fangleistung pro Pflanzenbiomasse zeigt bei beiden Arten ähnliche Zusammenhänge wie die Fangleistung pro Individuum.

Die Zahl der Rosetten im 2. Jahr (1985), die die vegetative Vermehrung widerspiegelt, (gemessen nur für *D.intermedia*) zeigt einige deutliche Korrelationen mit anderen Parametern: Pflanzen, die 84 und 85 groß waren und viel gefangen hatten, neigten eher zur Knospung und damit zur Erhöhung der Rosettenzahl.

Generell gab es im Jahr 1985 wesentlich mehr Knospungen als 1984. Im ersten Jahr bildeten nur 3 von 75 Pflanzen je eine Blattachselknospe, im zweiten waren es insgesamt 20 Pflanzen, und vier davon teilten sich auf diese Weise sogar mehrfach (bis zu vier Knospen neben der Mutterpflanze). Diese relativ hohe Zahl von neuen Rosetten 1985 kann natürlich der Grund sein, daß sich für dieses Jahr rechnerisch die Zusammenhänge besser aufdecken lassen als für 1984. Der Parameter Rosettenzahl ist für das Jahr '84 generell nur vorsichtig zu bewerten, da die Anforderungen für eine Produktmomentkorrelation (Normalverteilungen) wegen der nur zwei möglichen Werte (1 oder 2) eigentlich nicht erfüllt werden.

Der Nachbarkoeffizient (NK) zeigt bei beiden Arten fast durchwegs negative Korrelationen mit für die Pflanze positiven Eigenschaften und Leistungen: Pflanzen mit viel Nachbarschaft haben weniger Fangfläche,

D.rot.: $r = -0.25$ (85), $r = -0.05$ (86, n.s.),

D.int.: $r = -0.25$ (84 und 85);

fangen weniger,

D.rot.: $r = -0.26$ (85), $r = -0.16$ (86, n.s.),

D.int.: $r = -0.30$ (84), $r = -0.34$ (85);

und sind weniger lang aktiv:

D.rot.: $r = -0.45$ (85), $r = -0.35$ (86),

D.int.: $r = -0.45$ (84), $r = -0.40$ (85).

Diese Effekte sind bei *D.intermedia* etwas deutlicher festzustellen als bei *D.rotundifolia*.

Bei *D.rotundifolia* wurde für das Jahr '86 unterschieden zwischen intraspezifischem und interspezifischem Nachbarschaftseinfluß, also bezüglich benachbarter Pflanzen derselben oder der anderen Art. Der Einfluß von Pflanzen der gleichen Art auf die diversen Parameter scheint hierbei weitaus wichtiger zu sein. Bezüglich der interspezifischen Nachbarschaft ergibt sich nur ein einziger signifikanter Zusammenhang, nämlich daß der Nachbarschaftseinfluß mit steigender Höhe des Pflanzenstandorts abnimmt ($r = -0.29$), während die Nachbarschaft von Pflanzen derselben Art mit niedrigerer spezifischer Fangleistung ($r = -0.22$), kürzerer Vegetationsdauer ($r = -0.38$), geringerer Winterbiomasse ($r = -0.42$) und höherer Früchtezahl ($r = 0.23$) einhergeht.

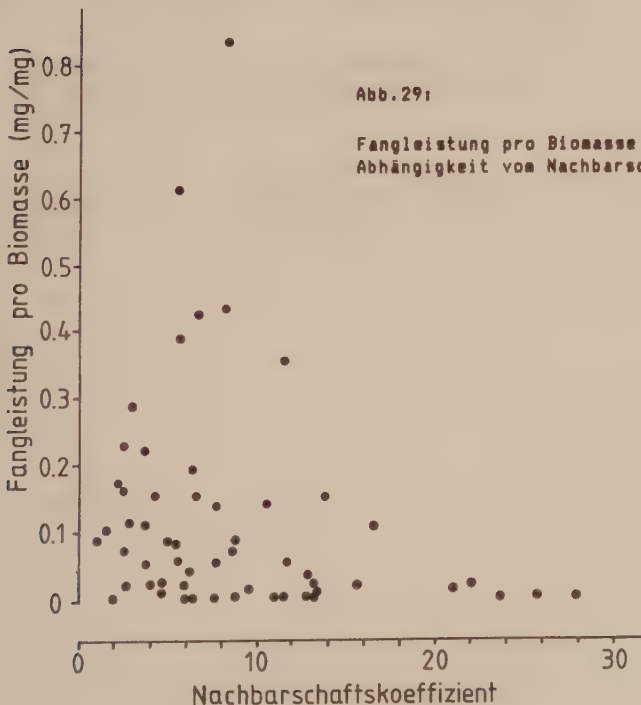
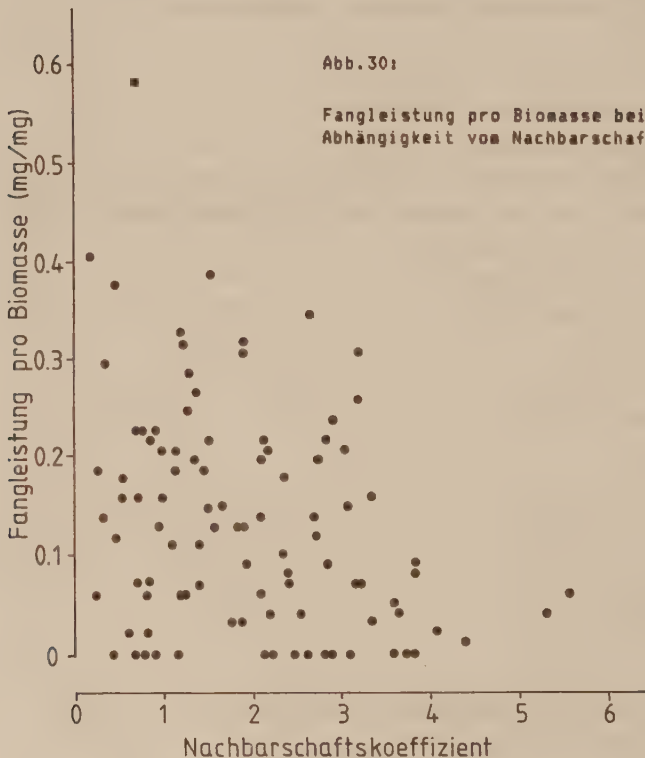


Abb.29 und 30 zeigen die Beziehung zwischen intraspezifischen Nachbarschaft und Fangleistung pro Pflanzenbiomasse für *D.rotundifolia* ('86) bzw. *D.intermedia* ('85). Bei beiden Arten sind wenig erfolgreiche Pflanzen über die ganze Skala verteilt, während die mit den höchsten spezifischen Fangleistungen sich ausschließlich dort finden, wo der Nachbarkoeffizient niedrig ist. Die Regressionen sind unterschiedlich ausgeprägt, aber beide signifikant:

bei *D.rot.*: $r = -0.22$, $p < 0.05$,

bei *D.int.*: $r = -0.47$, $p < 0.001$.

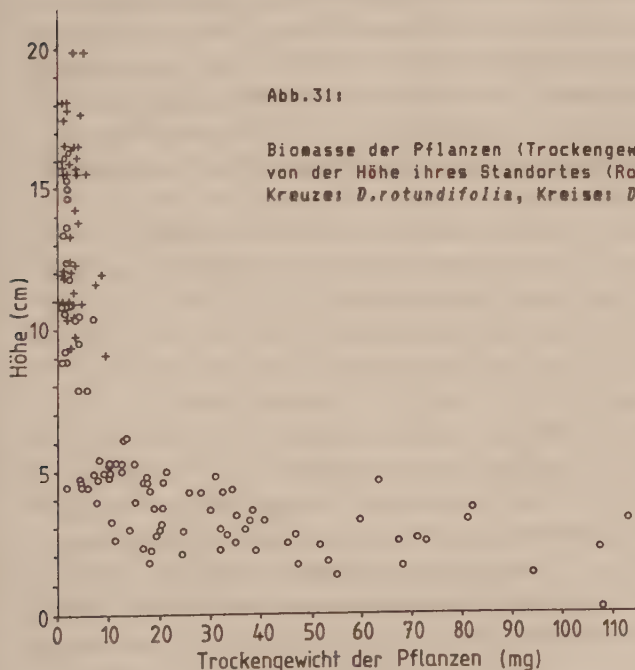
Man kann auch erkennen, daß bei *D.rotundifolia* rein zahlenmäßig höhere Nachbarkoeffizienten erreicht wurden als bei *D.intermedia*. Allerdings ist nicht klar, ob gleiche Werte bezüglich beider Arten auch einen quantitativ gleichen nachbarschaftlichen Einfluß bedeuten (vgl. S.126).



Die Höhenverteilung (Profil) ist bei den zwei Sonnentauarten auf verschiedene Weise mit den anderen Parametern verknüpft. Pflanzen von *D.intermedia* geht es durchwegs besser, wenn sie weiter unten angesiedelt sind: Sie sind größer, blühen mehr, fangen mehr, knospen öfter und bleiben länger aktiv.

D.rotundifolia dagegen gibt in dieser Hinsicht ein eher diffuses Bild ab. Es ergeben sich negative Korrelationen der Höhenverteilung des entsprechenden Jahres mit der Früchtezahl '85 ($r = -0.24$) und der interspezifischen Nachbarschaft 86 ($r = -0.33$), aber auch eine positive mit der spezifischen Fangleistung '86 ($r = 0.27$).

Abb.31 zeigt, warum bei *D.rotundifolia* mit zunehmender Höhe der interspezifische und nicht der intraspezifische Nachbar-effekt abnimmt: in den ganz oberen Bereichen gibt es keine Pflanzen von *D.intermedia* mehr. Die gezeigte Verteilung bestätigt im übrigen die bereits früher beschriebenen Verhältnisse: *D.rotundifolia* bewohnt die oberen und *D.intermedia* die unteren Bereiche des Bodenprofils (vgl.Abb.8 und 9).



In Abbildung 31 sind einige auf außergewöhnlich hohen Standorten wachsenden Pflanzen von *D.intermedia* eingezeichnet, die bei der Korrelationsanalyse nicht berücksichtigt werden konnten, da sie im ersten Untersuchungsjahr bei dieser Art noch nicht beobachtet wurden (vgl. S.97 und 125). Diese Pflanzen (ab etwa 10 cm Höhe) machten optisch und bei den Messungen im Vergleich zu den anderen Individuen derselben Art einen sehr verkümmerten Eindruck. Interessant ist, daß beide Arten zusammen einen recht kontinuierlichen Verlauf der individuellen Biomasse verzeichnen, wobei sich die Kurve bei zunehmender Profilhöhe asymptotisch dem Nullpunkt der Biomasse nähert.

Zusammenhänge mit der Mortalität der Pflanzen wurden, wie erwähnt, nicht in Form der Korrelationsanalyse aufgedeckt. Hier sollte ein einfacher Vergleich zwischen Überlebenden und nicht überlebenden Pflanzen mögliche Einflüsse zeigen.

Bei *D.intermedia* war auch das nicht möglich, da hier nur zwei Pflanzen im Laufe des Jahres '84 eingingen. Dies geschah im Juni während einer längeren Schönwetterperiode mit entsprechend niedrigem Wasserstand. Beide Individuen waren klein, zeigten bis dato sehr wenig Fangleistung und standen so weit oben im Bodenprofil, daß sie bei sonnigem Wetter den Kontakt zum Wasserspiegel verloren und vertrockneten. Diese Beobachtung läßt sich nicht quantifizieren, paßt aber zu dem Bild, das sich aus der Korrelationsanalyse ergibt, nämlich daß hochstehende Individuen bei dieser Art benachteiligt sind.

Bei *D.rotundifolia* zeigt sich, daß die im Jahr 1986 wiedergefundenen, also überlebenden Pflanzen 1985 wesentlich mehr Biomasse hatten als die nicht überlebenden:

überlebende: $2.23 \text{ mg} \pm 0.23 \text{ (SE)}$, $N = 67$,

nicht überlebende: $0.86 \text{ mg} \pm 0.26 \text{ (SE)}$, $N = 20$.

und auch weniger fangen:

überlebende: $0.46 \text{ mg} \pm 0.078 \text{ (SE)}$,

nicht überlebende: $0.13 \text{ mg} \pm 0.079 \text{ (SE)}$.

In beiden Fällen ist der Unterschied signifikant mit $p < 0.001$. In der Höhe des Standortes dagegen unterscheiden sich die beiden Gruppen ebensowenig wie in ihren Nachbarkoeffizienten.

Ein direkter Einfluß verschiedener Parameter wie bei partieller Korrelation (siehe nächstes Kapitel) läßt sich so natürlich nicht darstellen. Dennoch scheint es deutlich zu sein, daß es für

die Pflanzen nicht nur wegen der höheren Reproduktivität, sondern auch wegen der geringeren Mortalität wichtig ist, möglichst viel Biomasse aufzubauen und Substanzverluste zu vermeiden.

b) Partielle Korrelation

Die einfachen Korrelationen erlauben es nicht unbedingt, direkte Zusammenhänge zwischen den einzelnen Parametern zu erkennen. Einflüsse könnten auch über einen oder mehrere andere Eigenschaften laufen. Auch ist nicht immer klar, welche der beiden betrachteten Variablen abhängig und welche unabhängig ist.

Um solche Unklarheiten so weit als möglich auszuräumen und um die Wege aufzuzeigen, auf denen sich die Eigenschaften und Leistungen der Pflanzen gegenseitig beeinflussen, sollte ein Kausalschema aufgestellt werden (für *D.intermedia* Abb.32; für *D.rotundifolia* Abb.33). In diesen Abbildungen ist das Bestimmtheitsmaß ($B = r^2$) eingetragen, das besagt, welcher Anteil der Schwankung des einen Parameters durch die Schwankung des anderen Parameters erklärt werden kann. Für die Richtung der Einflußpfeile ist die biologische Logik entscheidend. Zum Beispiel kann die Biomasse der Pflanzen in der Winterrosette einen Einfluß auf die Biomasse im Sommer des folgenden Jahres haben, aber nicht umgekehrt. War die Einflußrichtung nicht eindeutig, so wurde ein Doppelpfeil eingesetzt. Waren mehrere Einflußwege über andere Parameter denkbar, so wurden diese anderen Parameter durch partielle Korrelation mathematisch jeweils konstant gehalten. Verschwand bei diesem Verfahren ein Zusammenhang, so zeigte dies, daß der Umweg tatsächlich gegangen wurde. blieb eine Korrelation erhalten, so war eine direkte Verbindung wahrscheinlich gemacht. Einige Einflüsse wurden auf diesem Weg erst sichtbar, z.B. bei *D.intermedia* der positive Einfluß der Nachbarschaft 1984 auf die Blütenzahl bei Ausschluß der Wirkung von Fangleistung und Biomasse der Pflanzen.

Natürlich muß man sich immer vergegenwärtigen, daß die gemessenen Variablen nicht unbedingt selbst kausal involviert sein müssen. Es ist auch denkbar, daß sie andere, nicht erfaßte Variablen repräsentieren, mit denen sie korreliert sind.

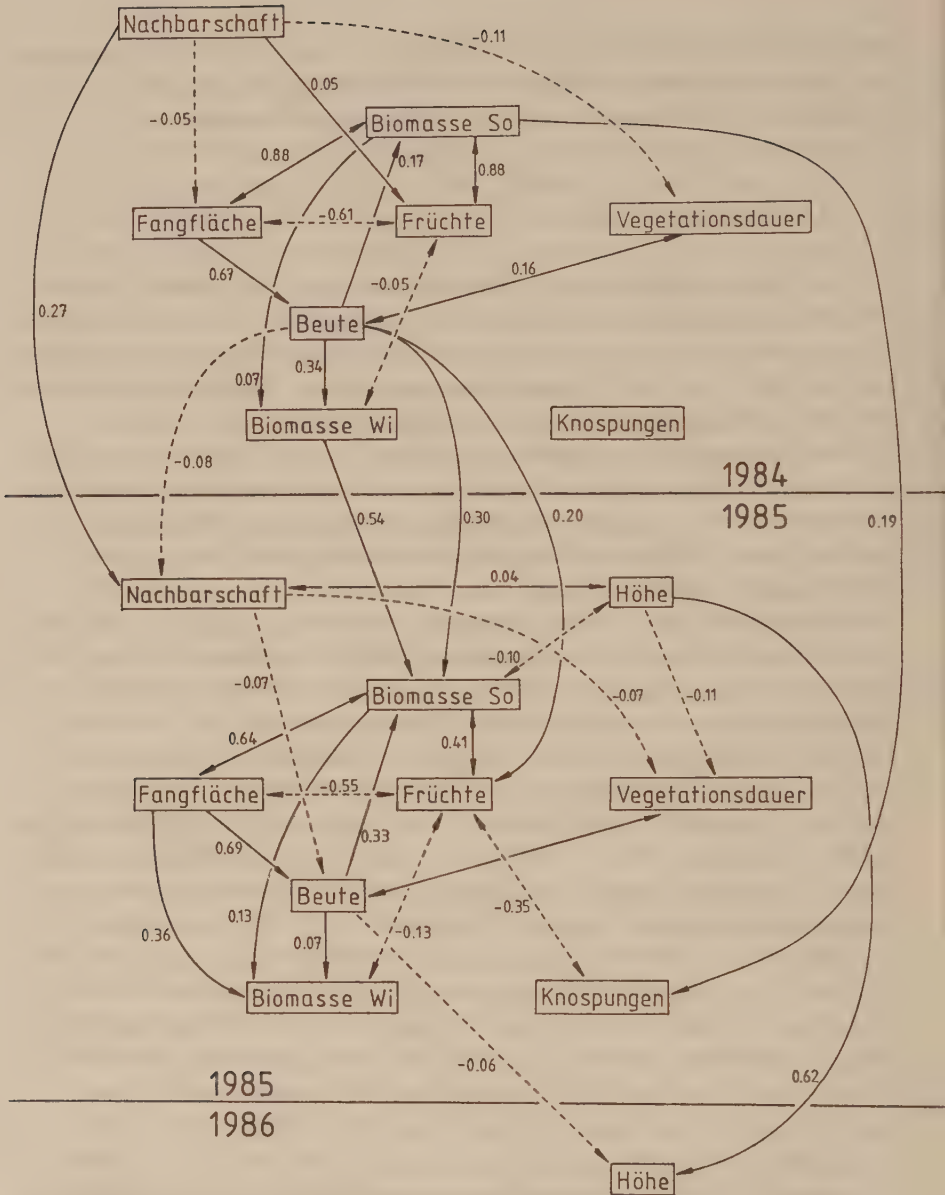


Abb.32: Zusammenhänge von Eigenschaften und Leistungen bei *D.intermedia* innerhalb von zwei Jahren. Es ist das Bestimmtheitsmaß B angegeben ($B = r^2$). Durchgezogene Linie und kein Vorzeichen: positive Korrelation. Gestrichelte Linie und Minuszeichen: negative Korrelation. Näheres im Text.

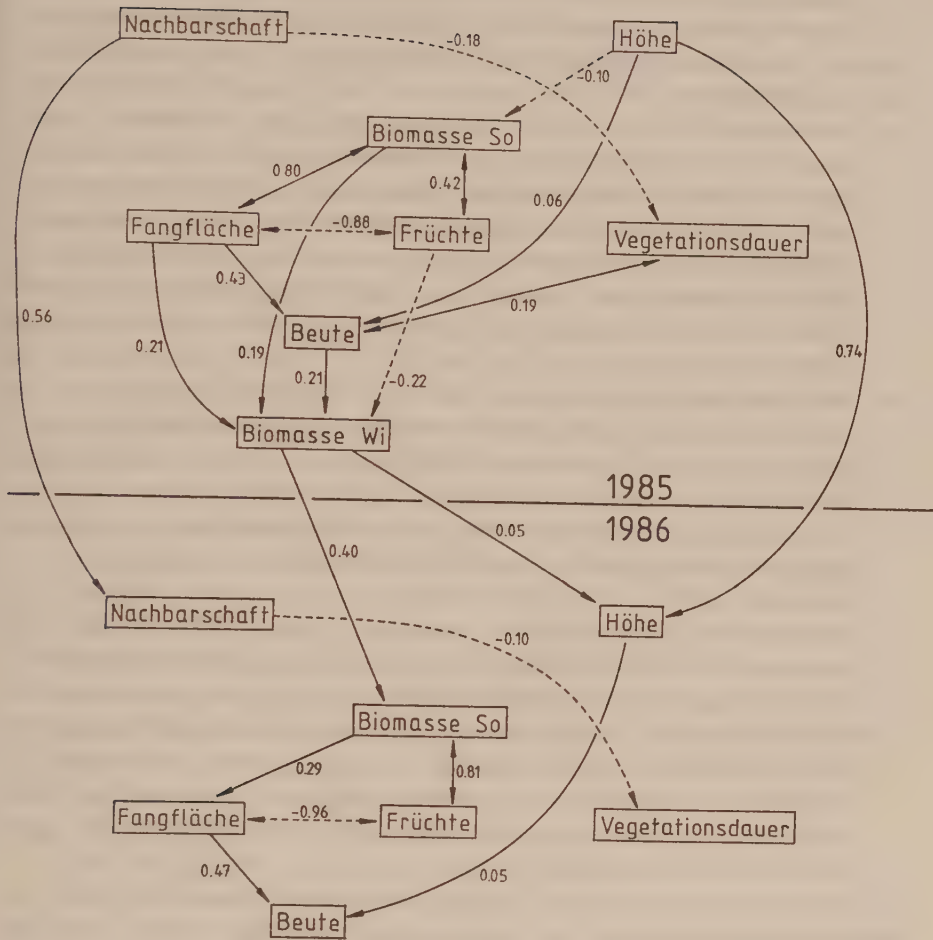


Abb.33: Zusammenhänge von Eigenschaften und Leistungen bei *D. rotundifolia* innerhalb von zwei Jahren. Es ist das Bestimmtheitsmaß B angegeben ($B = r^2$). Durchgezogene Linie und kein Vorzeichen: positive Korrelation. Gestrichelte Linie und Minuszeichen: negative Korrelation. Näheres im Text.

Aus der Korrelationsmatrix (Tab.13) und den Abbildungen 32 und 33 wird deutlich, daß sich für *D.rotundifolia* wesentlich weniger Zusammenhänge verifizieren lassen als für *D.intermedia*. Die Gründe dafür:

1. Von *D.rotundifolia* mußten mehr Individuen von der partiellen Korrelation ausgeschlossen werden, weil von ihnen nicht alle Parameter gemessen werden konnten, und mit der Abnahme der Freiheitsgrade stieg die Signifikanzschwelle für die Korrelationen. Die Fotoauswertung z.B. ist bei dieser Art schwieriger, da wegen der relativ dichten Vegetation nicht alle Pflanzen auf den Fotos wiedergefunden und sicher identifiziert werden konnten.
2. Die Pflanzen von *D.rotundifolia* sind im Schnitt wesentlich kleiner und daher sind alle Messungen schwieriger als bei den großen und gut erreichbaren Pflanzen von *D.intermedia*. Auch die Eichkurve zur Bestimmung der Biomasse war bei *D.rotundifolia* aus genannten Gründen weniger genau. Alle gemessenen Parameter erhalten dadurch einen höheren Schwankungsbereich.
3. Das Fangen von Beute ist bei den Individuen von *D.rotundifolia* ein relativ seltenes Ereignis und kann dementsprechend starke singuläre Auswirkungen haben. Es kann daher zum Beispiel eine große Rolle spielen, ob eine Pflanze zwei Wochen nach einem Beutefangereignis oder davor gemessen wurde (vgl. Abb.35). Eine ähnliche Auswirkung ist bei *D.intermedia* wegen der recht zahlreichen und relativ gleichmäßig verteilten Fänge nicht zu erwarten.

Allgemein läßt sich sagen, daß der Faktor Zufall bei den Parametern von *D.rotundifolia* eine wesentlich größere Rolle spielte und viele Einflüsse verdecken kann.

Die Biomasse der Pflanzen

Die Biomasse der Pflanzen zeigt erwartungsgemäß auch bei partiellen Korrelationen eine Vielzahl von Verbindungen mit anderen Pflanzenparametern.

Die Verbindung zu Fangfläche und Früchtezahl ist einfach zu erklären, da in beiden Parametern praktisch ein Teil der Biomasse

gemessen wurde. In den Kausalschemata (Abb.32 und 33) sind deshalb zwischen Biomasse und Fangfläche bzw. Früchtezahl jeweils die B - Werte der einfachen Korrelationen angegeben. Setzt man die Fangfläche konstant und betrachtet dann die Beziehung zwischen Gesamtbiomasse und Früchtezahl, wird der Korrelationskoeffizient sehr hoch. Das gilt genauso, wenn man die Früchtezahl konstant hält und den Zusammenhang zwischen Biomasse und Fangfläche betrachtet. Diese Berechnungen zeigen, daß mit den Parametern Fangfläche und Früchtezahl die Gesamtbiomasse der Pflanzen sehr genau definiert ist. In besonderem Maß trifft das auf *D.rotundifolia* zu. Hier erreichen die genannten partiellen Korrelationen r - Werte von 0.93 bis 0.995. So verwundert es nicht, daß zum Beispiel eine größere Fangfläche direkt eine höhere Biomasse bedeutet oder eben umgekehrt, daß eine Pflanze die Biomasse, die ihr zur Verfügung steht, in Fangfläche oder eben in Früchte investiert. Beide Blickrichtungen sind möglich und daher zeigen die Beziehungspfeile in beide Richtungen.

Der gezeigte Zusammenhang macht auch klar, warum Fangfläche und Früchte zueinander stark negativ korreliert sind, wenn man die Biomasse konstanthält. Eine Erhöhung der Fangfläche kann dann praktisch nur auf Kosten der Früchteproduktion gehen. Man könnte daher vermuten, daß beide Sonnentauarten die Wahl haben, ihre verfügbaren Mittel entweder in Fangfläche oder in Samenproduktion zu investieren. Aber auch zufallsgemäße Schwankungen der Verteilung der Biomasse zwischen Fangfläche und Früchten würde dasselbe Ergebnis bei der Korrelationsanalyse hervorbringen.

Ein deutlicher positiver Zusammenhang besteht auch zwischen der Sommer- und der Winterbiomasse. Ein Teil der Biomasse der Sommerpflanzen findet sich unabhängig von verschiedenen anderen Einflüssen in der Winterrosette wieder. Allerdings ist dieser direkte Einfluß bei beiden Arten relativ bescheiden im Vergleich zu den mittelbaren Verbindungen über andere Parameter (z.B. über Fangfläche und Fangleistung). Deutlicher ist die Verbindung zwischen der Biomasse im Winter und der im darauffolgenden Sommer. Hier kommen auch keine wichtigen anderen Umwege in Frage.

Im Falle von *D.intermedia* ist noch ein interessanter Langzeiteinfluß erkennbar: Die Pflanzenbiomasse 1984 hatte positive Auswirkungen auf die Zahl der Knospen im folgenden Jahr.

Dieser Einfluß ist unabhängig von allen anderen hierzu in Frage kommenden Parametern (Fangleistung '84 und '85, Winterbiomasse '84, Sommerbiomasse '85). Man kann das als ein Indiz dafür werten, daß die Entscheidung für oder gegen eine Blattachselknospe bisweilen schon im Vorjahr gefällt wird. Ein ähnlicher Einfluß der Biomasse auf die Zahl der Früchte im folgenden Jahr ist nicht nachweisbar.

Die Fangfläche

Die Beziehungen der Fangfläche zur Gesamtbiomasse und zur Früchtezahl wurden bereits besprochen.

Auffallend und zugleich leicht einzusehen ist bei beiden Sonnentauarten die deutlich positive Korrelation zwischen Fangfläche und Fangleistung. Die Vegetationsdauer als weiterer möglicher Einfluß auf die Fangleistung ist hierbei konstant gehalten. Die Einflußrichtung bei der betrachteten Beziehung ist allerdings nicht eindeutig klar. Einerseits scheint es zwar plausibel, daß viel Fangfläche zu viel Beute führt, andererseits ist aber auch denkbar (und durch die beschriebenen Fütterversuche auch nachgewiesen), daß mehr Beute zur Bildung von mehr Fangfläche führt. Dieser Einfluß könnte in den gezeigten Schemata über einen Pfeil von der Beute in Richtung Pflanzenbiomasse oder gleich in Richtung Fangfläche laufen. Letzterer Zusammenhang ist aber mathematisch nicht nachweisbar: Betrachtet man die Beziehung zwischen Beute und Biomasse bei konstanter Fangfläche und Früchtezahl, so bleibt für die Biomasse kaum noch ein möglicher Schwankungsbereich übrig (die partielle Korrelation ist nur bei *D.intermedia* nachweisbar mit $B = 0.05$ in beiden Beobachtungsjahren). Läßt man die Früchtezahl wieder frei, ergeben sich die Werte in Abb.32 ($B = 0.17$ bzw. 0.33). Dies zeigt aber bei weiterhin konstant gehaltener Fangfläche nur, daß mehr Beute zu mehr Biomasse in Form von Früchten führt. Läßt man dagegen die Fangfläche wieder frei schwanken, kann nicht mehr unterschieden werden welche der beiden möglichen Einflußrichtungen zwischen Fangfläche und Beute überwiegt. Es ist demnach zwar sehr wahrscheinlich, daß in beiden Richtungen Einfluß ausgeübt wird, aber eine quantitative Aussage erscheint hier schwierig.

Hinzu kommt die Tatsache, daß die Daten zu Fangfläche und Biomasse in der Mitte der Fangperiode erhoben wurden, die Fangleistung aber für das gesamte Jahr summiert ist. Dies bedeutet, daß nur ein Teil der Beute eines Jahres als möglicher Kausalfaktor für die genannten Parameter im gleichen Jahr in Frage kommt.

Die Blätter dienen nicht nur als Instrument zum Fang von Insekten, sondern zugleich als Assimilationsorgan. Die Fangfläche dürfte dabei ein sehr gutes Maß für die Blattoberfläche und damit für die Größe der Assimilationsfläche darstellen. Als solche könnte sie auch, unabhängig von der Fangleistung, einen positiven Einfluß auf die Biomasse der Winterrosette haben. Hält man die Gesamtbiomasse der Pflanzen und die Beute als mögliche Umwege dieser Wirkung konstant, läßt sich noch immer für beide Arten im Jahre 1985 ein solcher Einfluß nachweisen. Unter dem Aspekt, daß eine Investition in Fangfläche zum Teil einen Verlust an Biomasse zum Abschluß der Vegetationsperiode bedeuten muß (die Blätter haben nur eine begrenzte Lebensdauer und zerfallen schließlich, spätestens im Herbst), wäre eigentlich eine negative Beziehung zu erwarten gewesen (vgl. die Investition für Früchte). Daß dies nicht so ist, zeigt, daß es eine positive Wirkung der Fangblätter auf die Winterbiomasse geben muß, die diesen Verlust nicht nur ausgleicht, sondern sogar mehr als wettmachen kann. Die Funktion der Blätter als assimilatorische Organe könnte diese Wirkung haben. Licht ist zwar kaum als limitierender Faktor zu erwarten (vgl. S.44f), könnte aber in besonderen Situationen, z.B. bei längeren Schlechtwetterperioden oder kurz vor Ende der Vegetationszeit, wenn es gilt, noch die Mineralien der zuletzt gefangenen Insekten aufzuarbeiten, an Bedeutung gewinnen.

Speziell bei *D.rotundifolia* könnte es sich sogar bisweilen ergeben, daß Pflanzen, die gerade von *Sphagnum* überwuchert werden (vgl. S.45), besonders stark auf die Größe ihrer Assimilationsfläche angewiesen sind. In solchen Fällen wäre der direkte Einfluß der Fangfläche auf die Biomasse im Winter leicht einsehbar.

Der Nachbarkoeffizient

Spezielle Effekte einer rein interspezifischen Nachbarschaft lassen sich in keinem Fall bei partieller Korrelation verifizieren. Auch bei den einfachen Korrelationen zeigt sich ja kein signifikanter Zusammenhang mit irgendwelchen Parametern der Pflanzen. Der negative Effekt der Nachbarschaft scheint sich daher fast ausschließlich auf die gleiche Art zu beschränken. Hier allerdings sind bei den zwei Sonnentauarten diverse Verbindungen erkennbar.

Besonders fällt auf, daß bei beiden Arten in beiden Beobachtungsjahren ein etwa gleich großer negativer Bezug der Nachbarschaft zur Vegetationszeit verbleibt, wenn man Sommerbiomasse und Fangleistung des jeweiligen Jahres konstant hält. Eine Erklärung dieses Befundes fällt allerdings nicht leicht. Allelopathie, also Hemmung des Nachbarn durch chemische Stoffe, wäre zwischen Individuen derselben Art zwar möglich, ist aber beim Sonnentau bisher unbekannt. Der gemeinsame Verbrauch einer beschränkten Resource wirkt ebenfalls als Grund nicht sehr überzeugend. Licht ist im allgemeinen mehr als genug vorhanden, und das Fangen von Beutetieren wurde als möglicher Faktor mathematisch ausgeschlossen. Es bliebe noch, daß sich nahe beieinander stehende Pflanzen gegenseitig das Wasser streitig machen könnten. Das wäre insofern plausibel, da die Mooroberfläche zeitweise ein ausgesprochen trockener Standort sein kann, sowohl in den Bülden als auch in den Schlenken (Wilmanns 1978). Zumindest aber jene *D.intermedia*, die das ganze Jahr über im Wasser stehen, wären davon sicher nicht betroffen.

Einfacher zu interpretieren sind die sonstigen Auswirkungen nachbarlicher Pflanzen, die allerdings nur noch für *D.intermedia* statistisch nachweisbar sind. Unabhängig von der Größe der Fangfläche bedeutet mehr Nachbarschaft einen geringeren Fang-erfolg. Dieser Effekt ist bei partieller Korrelation nur für '85 nachweisbar. Berechnet man aber die einfache Korrelation zwischen Nachbarkoeffizient und der Fangleistung pro Pflanzenbiomasse, so läßt sich für beide Beobachtungsjahre zeigen, daß viel Nachbarschaft zu verminderter Fangleistung führt (vgl. Abb.29 und 30). Dies legt nahe, daß sich Pflanzen dieser Art gegenseitig Beutetiere wegschnappen.

Für das Jahr '84 zeigt sich dagegen ein anderer interessanter Effekt der Nachbarschaft, der '85 nicht nachweisbar ist. Der Einfluß der Nachbarn auf die Zahl der Früchte, in der einfachen Korrelation nicht signifikant, wird bei Konstanthaltung von Fangleistung und Sommerbiomasse signifikant positiv, der Einfluß auf die Fangfläche dagegen bleibt vor und nach Konstanthaltung derselben Parameter fast gleich, nämlich signifikant negativ. Beide B - Werte liegen bei 5 % (vgl. Abb. 32). Viel nachbarlicher Einfluß scheint also bei *D.intermedia* eine Verschiebung der pflanzlichen Biomasseinvestitionen zu begünstigen, weg von der Fangfläche und hin zur Samenproduktion.

Für Pflanzen mit vielen Nachbarn, was erwiesenermaßen gleichbedeutend ist mit vielfältigen Nachteilen, wäre ein niedrigerer Biomasseschwellenwert zur Samenproduktion tatsächlich plausibel, da es für sie eher schwierig sein dürfte, an Biomasse zuzulegen und einen generell hoch angesetzten Schwellenwert zu erreichen. Ungünstige Umweltbedingungen als Blühstimulanz sind jedenfalls nicht unbekannt. Bei manchen Pflanzen konnten z.B. Trockenheit, Stickstoffmangel oder ähnliche Stressfaktoren als Auslöser für die Blütenbildung beobachtet werden (Jackson, Sweet 1972).

Der direkte positive Zusammenhang zwischen den Nachbarkoeffizienten des ersten und zweiten Beobachtungsjahres ist bei *D.rotundifolia* wesentlich höher ($B = 0.56$) als bei *D.intermedia* ($B = 0.27$). Der Grund dafür liegt wahrscheinlich in der schon mehrfach erwähnten Möglichkeit von *D.intermedia*, seinen Standplatz durch rhizomähnliches Stengelwachstum zu verändern (vgl. Anlage 1).

Ein Beispiel soll diesen Mechanismus demonstrieren. Abb. 34a und b zeigen je eine Gruppe von Pflanzen der Art *D.rotundifolia* bzw. *D.intermedia* zu Beginn der Beobachtung und ein Jahr später. Es ist deutlich zu sehen, daß bei *D.rotundifolia* kaum eine Lageänderung stattfand, wohingegen die Stellung der Pflanzen von *D.intermedia* sich so grundlegend verschob, daß mehrere Photos nötig waren, um deren Weg über den Zeitraum von einem Jahr verfolgen zu können (vgl. auch Abb.36).

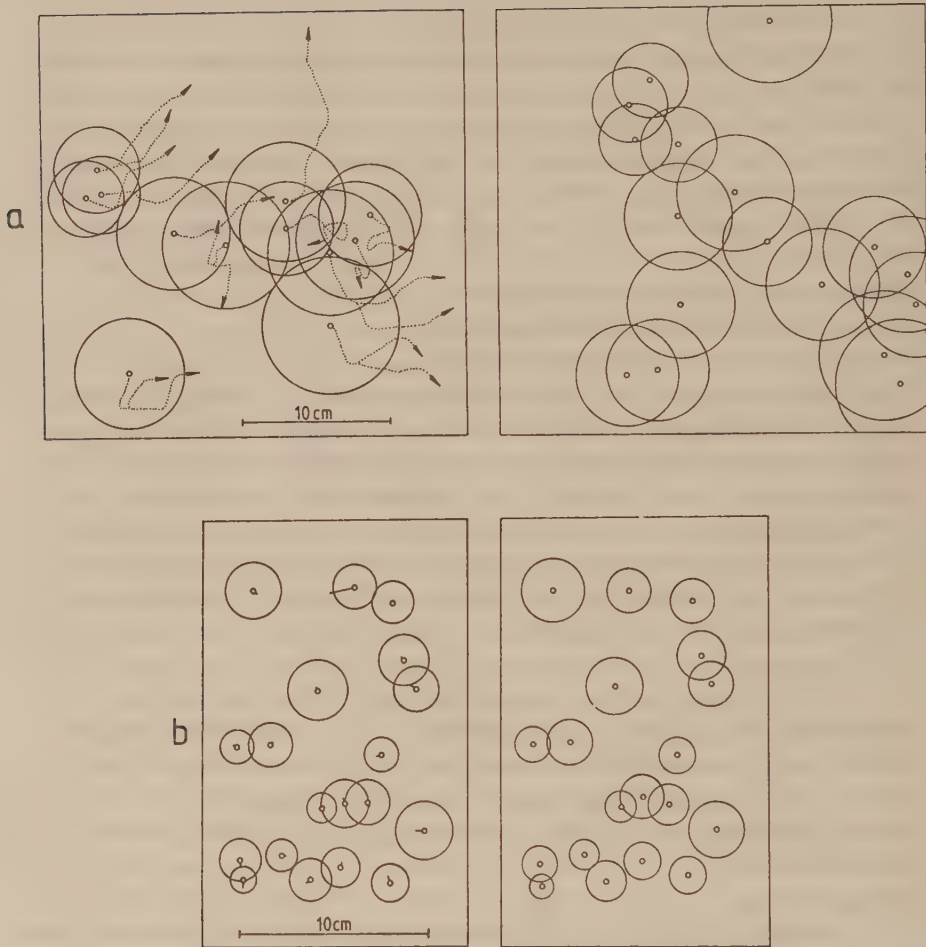


Abb.34: Ortsveränderung einzelner Pflanzen von *D. rotundifolia* (a) und *D. intermedia* (b) im Laufe eines Jahres. Die großen Kreise zeigen den Rosettendurchmesser, die kleinen den Rosettenmittelpunkt. Die "Wander" - Strecke ist bei *D. rotundifolia* als durchgezogene Linie, bei *D. intermedia* als gepunktete Linie gezeichnet. Das linke Bild zeigt die Ausgangsposition, das rechte die Endposition der Pflanzen nach einem Jahr.

Zahl der Früchte und Knospungsfrequenz

Es fällt auf, daß besonders bei *D.rotundifolia* die negative Korrelation der Fruchtzahl zur Fangfläche besonders ausgeprägt ist. In beiden Beobachtungsjahren ist bei konstanter Biomasse der Pflanzen die Schwankung des einen Parameters zu etwa 90 % durch die Schwankung des anderen erklärbar. Der prinzipielle Grund für die negative Beziehung zwischen Fangfläche und Fruchtzahl wurde bereits beschrieben. Die hohen Werte könnten dadurch bewirkt werden, daß das Wertespektrum beider Parameter relativ groß ist. Die Pflanzen von *D.rotundifolia* investieren bis zu 75 % ihrer Biomasse in die Infloreszenz, *D.intermedia* wesentlich weniger (vgl. Abb.6). Je größer der Gesamtbereich, um so höher ist die Korrelation bei gleicher relativer Streuung der Punkte um die Regressionsgerade.

Die Zahl der Früchte ist bei beiden Arten negativ korreliert mit der Biomasse der Winterrosetten. Dies verwundert nicht, da die Früchte eine unwiederbringliche Ausgabe der Pflanzen sind. Die Biomasse der gesamten Infloreszenz ist für die Pflanze verloren und fehlt demnach in der Winterrosette des folgenden Herbstes. Ein bedeutender Beitrag von Früchten und Stengel zur Assimilation wie bei den Fangblättern ist kaum zu erwarten.

Im zweiten Beobachtungsjahr läßt sich für *D.intermedia* außerdem zeigen, daß eine große Zahl von Früchten bei konstanter Sommerbiomasse und Fangleistung mit einer Verringerung der Häufigkeit vegetativer Knospungen einhergeht. Die Pflanzen scheinen also entweder in Samenproduktion oder in Knospung als Reproduktionsmethode zu investieren.

Es bleibt allerdings unklar, ob die Schwankungen zugunsten der einen oder anderen Reproduktionsmethode auf Zufall beruhen oder von der Pflanzen gesteuert werden. Letzteres vorausgesetzt, zeigt sich ein möglicher Weg für eine solche "Entscheidung" bei dieser Art in dem erwähnten Einfluß der Biomasse im Sommer '84 auf die Knospungsrate '85. Diese deutliche Beziehung zeigt, daß offenbar schon lange vor der Knospung die Weiche in diese Richtung gestellt werden kann. Eine solche Verbindung zwischen Sommerbiomasse und Knospungsrate des gleichen Jahres läßt sich nicht nachweisen. Auch ein Einfluß der Fangleistung '84 auf die Rosettenzahl '85, unabhängig von Sommer- und Winterbiomasse '84

sowie der Sommerbiomasse '85 ist nicht zu sehen.

Auf die prinzipiellen Unterschiede zwischen der Reproduktion durch Samen und der durch Blattachselknospen wird in der Diskussion von Anlage 1 näher eingegangen.

Die Beute

Wie schon die Fütterversuche erwarten ließen (vgl. Anlage 1), ist ein vielfältiger positiver Einfluß der Fangleistung bei beiden Sonnentauarten nachweisbar. Über die Schwierigkeiten, einen Einfluß der Fangleistung auf die Sommerbiomasse des gleichen Jahres nachzuweisen, wurde schon berichtet. Keine Interpretationsprobleme gibt es dagegen, was die Wirkung der Beute auf wesentlich später gemessene Parameter betrifft. So ist die Biomasse der Winterrosette, gemessen im Herbst des Fangjahres bei beiden Arten eindeutig von der Fangleistung desselben Jahres mitbeeinflußt. Die Biomasse im Sommer wurde dabei jeweils konstant gehalten. Über die Winterbiomasse wurden dann im folgenden Jahr weitere Parameter beeinflußt.

Ein gutes Einzelbeispiel für die Wirkung der Beute lieferte eine Pflanze von *D. rotundifolia*, deren Fangfläche während der ganzen Beobachtungsjahre über jeweils kurze Zeitintervalle hinweg gemessen werden konnte (Abb.35).

In der zweiten Julihälfte 85 machte diese Pflanze einen ungewöhnlich guten Fang (den einzigen in diesem Jahr): Das Trockengewicht des Beutetiers (0.67 mg) war größer als das Trockengewicht der Pflanze selbst (0.58 mg). Etwa 2 Wochen später konnte bei der Pflanze eine Vervielfachung der Fangfläche festgestellt werden. Da in diesem Fall in beiden Jahren keine Blüten produziert wurden, ist die Fangfläche ein gutes Maß für die Biomasse. Die Pflanze investierte also ihren "Lottogewinn" nach kurzer Umsetzzeit in ihr Fangorgan. Im folgenden Jahr wird fast von Anfang an dieser neue Level an Fangfläche aufgebaut, so daß jetzt die "Zinsen" der Investition kassiert werden können: Die Pflanze fängt eine Vielzahl kleinerer Tiere und kann so ihren neuen hohen Bestand an Fangfläche bis zum Ende der Vegetationsperiode erhalten.

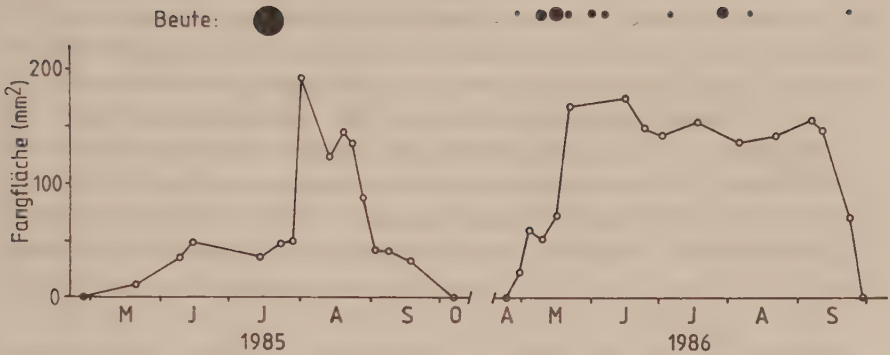


Abb.35: Entwicklung der Fangfläche einer einzelnen Pflanze von *D. rotundifolia* im Zusammenhang mit der gefangenen Beute. Die Fläche der schwarzen Scheiben symbolisiert das relative Trockengewicht der Beutetiere (näheres im Text).

Es scheint bei *D. intermedia* auch Wirkungen der Beute zu geben, die an der Biomasse der Winterrosette vorbei bis ins nächste Jahr reichen: Die Sommerbiomasse '85 ist zu 30 % mit der Fangleistung '84 korrelierbar, ohne Umweg über die Winterbiomasse. Eine mögliche Erklärung für diesen zunächst sehr unerwarteten Befund ist, daß kurz vor dem Rückzug der Pflanzen in die Winterrosette gefangene Tiere zwar noch vollständig verdaut und resorbiert, aber nicht mehr in adäquate Pflanzenbiomasse umgesetzt werden könnten. Die Winterrosette wäre dann mineralienreicher als andere, was mit der Vermessung nicht erfasst wird. Im nächsten Jahr könnten die Pflanzen dann mit diesen zusätzlichen Mineralien eine entsprechende eigene Biomasse aufbauen und so würde dieser Teil des Einflusses der Beute '84 auf die Biomasse '85 messbar (vgl. S.56).

Die Zahl der Früchte '85 wird zu 20 % von der Fangleistung der Pflanzen '84 bestimmt, unabhängig von Sommer- und Winterbiomasse '84. Auch hier scheint also die Entscheidung, ob bzw. wie viele Blüten produziert werden, zum Teil schon im Vorjahr zu fallen (vgl. S.119).

Pflanzen, die viel fangen, scheinen bei *D.intermedia* auch in der Lage zu sein, die nachbarschaftlichen Verhältnisse des folgenden Jahres zu ihren Gunsten zu verändern, denn viel Beute im Jahre '84 führt zu einem niedrigeren Nachbarkoeffizienten '85. Bei der Berechnung wurden die Parameter Nachbarkoeffizient '84, Sommer- und Winterbiomasse '84 konstant gehalten. Dieser interessante Aspekt paßt zu der Beobachtung, daß *D.intermedia* sein Stengelwachstum dazu verwenden kann, seinen Standort horizontal zu verändern, indem er zur Seite kippt und weiterwächst (vgl. S.123, Abb.36 und Anlage 1). Pflanzen mit mehr Fangerfolg könnten natürlich dazu eher in der Lage sein.

Die Vegetationsdauer

Bis auf das zweite Beobachtungsjahr bei *D.rotundifolia* läßt sich überall ein Zusammenhang zwischen der Dauer der aktiven Zeit und der Beutemenge zeigen (konstanter Faktor ist hierbei die Fangfläche). Einerseits wäre es natürlich denkbar, daß Pflanzen, die viel fangen, auch länger aktiv bleiben können, aber bei den Fütterversuchen ergaben sich keinerlei Hinweise für einen Einfluß in dieser Richtung. Plausibler erscheint deshalb die sehr einfache Erklärung, daß Pflanzen mit längerer Vegetationsdauer mehr fangen, weil sie länger Gelegenheit dazu haben.

Die Höhe des Standortes

Ein direkter Zusammenhang zwischen der Höhenverteilung der Pflanzen und dem Fangerfolg, unabhängig von Nachbarschaft und Fangfläche, läßt sich über partielle Korrelation nur bei *D.rotundifolia* nachweisen. Wie schon die einfache Korrelation zwischen Höhe und Fangleistung pro Biomasse zeigte, nimmt mit steigender Höhe für diese Sonnentauart der Fangerfolg zu. *D.intermedia* zeigt im Gegensatz hierzu eine negative Korrelation, die allerdings nicht die Signifikanzschwelle erreicht und somit zufallsbedingt sein mag. Immerhin nimmt aber bei dieser Art im Schnitt die spezifische Fangleistung mit zunehmender Höhe deutlich ab. Beide Befunde passen zu dem Bild der Höhenverteilung der zwei

Arten (vgl. Abb.31). *D.rotundifolia* hat mit zunehmender, *D. intermedia* mit abnehmender Höhe des Standorts mehr Erfolg beim Beutefang, und dementsprechend bewohnt *D.rotundifolia* den oberen und *D.intermedia* den unteren Bereich.

Eine mögliche Verbindung zwischen der Höhe des Standorts und dem Fangerfolg desselben Jahres läuft bei *D.intermedia* über die Vegetationsdauer. Unabhängig von Biomasse und Nachbarschaft zeigen höher stehende Pflanzen dieser Art eine kürzere aktive Zeit. Dies aber bedeutet gleichzeitig, wie oben bereits erwähnt, weniger Fangleistung. Ein entsprechender Weg läßt sich für *D. rotundifolia* nicht nachweisen.

Da die Höhe offensichtlich eine gewisse Bedeutung für die Pflanzen hat, wäre es interessant zu wissen, ob dieser Parameter von den Pflanzen selbst geändert werden kann. Bei beiden Arten zeigt sich zunächst - und das ist natürlich plausibel - daß die Höhe im zweiten Jahr zum größten Teil direkt von der Höhe im ersten Jahr bestimmt wird (bei *D.rotundifolia* zu 74 % und bei *D.intermedia* zu 62 %). Hierbei wurde jeweils der Einfluß von Fangleistung und Biomasse im ersten Jahr ausgeschlossen.

Bei *D.rotundifolia* zeigt sich eine positive Verbindung zwischen der Biomasse der Winterrosette und der Höhe der Pflanze im darauffolgenden Jahr, unabhängig von Höhe und Beutefang im letzten Jahr. Der Einfluß ist nicht groß (5 %), aber signifikant. Da die Höhe erst in der Mitte des Jahres gemessen wurde, wäre dieser Einfluß der Winterbiomasse zu einem Teil auch über die Sommerbiomasse oder gar die Fangleistung des zweiten Jahres denkbar. An dem prinzipiellen Einfluß ändert dies aber nichts, und es ist auch verständlich, daß eine starke Pflanze höher wachsen kann als eine schwache.

Ähnliches läßt sich für *D.intermedia* nicht zeigen. Bei dieser Art ergibt sich aber ein anderer Einfluß, der zunächst irritiert: Die Fangleistung '85 hatte, wenn die Höhe 85 und die Winterbiomasse konstant gehalten werden, einen negativen Effekt auf die Höhe '86. Eine mögliche Erklärung für diesen Einfluß gibt ein Phänomen, das an anderer Stelle schon beschrieben wurde (vgl. S.117f und Anlage 1): Große Pflanzen von *D.intermedia* neigen dazu, seitlich wegzukippen und von ihrem ursprünglichen Standort wegzuwachsen. Dies verändert die Nachbarschaft, aber dabei nimmt natürlich auch Höhe des Rosettenzentrums der

Pflanzen ab (Abb.36). Es erscheint plausibel, daß Pflanzen mit viel Fangerfolg schneller wachsen, eher kippen und somit ihren früheren Höhenzuwachs wieder einbüßen. Für die Pflanzen dieser Art bedeutet das eher einen Vorteil, da sie, wie schon gezeigt, in vielfältiger Hinsicht besser gedeihen, wenn sie im Profil weiter unten stehen, ganz abgesehen von einer möglichen Reduzierung des Nachbareffekts.

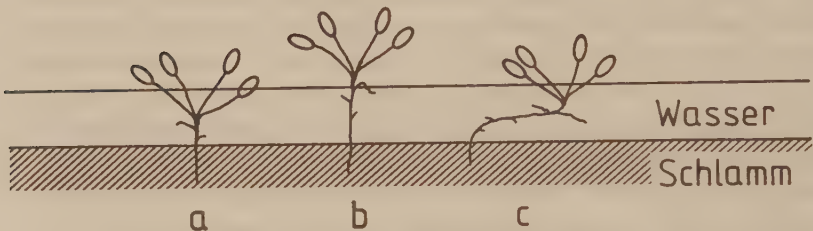


Abb.36: Zusammenhang zwischen der horizontalen und vertikalen Lageveränderung bei *D.interaedia*. Eine Pflanze an ihrem Standort (a) wächst in die Höhe (b), kippt um und wächst von ihrem ursprünglichen Standort weg (c). Näheres im Text.

Es bleibt festzuhalten, daß *D.rotundifolia* dazu neigt, seinen Standort aktiv nach oben zu verlagern (nachweisbar über die Winterbiomasse), *D.intermedia* eher nach unten (nachweisbar über die Fangleistung), und daß dies sowohl mit der tatsächlichen Höhenverteilung übereinstimmt als auch mit der Tatsache, daß es der einen Art weiter oben und der anderen weiter unten jeweils "besser geht".

F Die Erfolgsbilanz

1. Einleitung

Nach den bisherigen Betrachtungen unterscheiden sich *D. rotundifolia* und *D. intermedia* in vielfältiger Weise. Lebensraum, Gestalt, Reproduktionsverhalten und Fangstrategie zeigen zum Teil markante Differenzen. Dieser Erkenntnis steht gegenüber, daß beide Sonnentauarten in dem untersuchten Moor offensichtlich gleich erfolgreich sind, denn ihre Gesamtbiomasse unterscheidet sich nicht (vgl. S.21f).

Ein Vergleich zwischen den beiden Arten anhand der Mittelwerte der Individuen und der Parameter, die auch für die Korrelationsanalyse verwendet wurden, soll die wichtigen gefundenen Unterschiede noch einmal gegenüberstellen und zeigen, warum sich beide Arten letztendlich in ihrer Erfolgsbilanz gleichen.

Interessant ist in diesem Zusammenhang auch ein Vergleich mit einer Gruppe von *D. intermedia* - Pflanzen, die außerhalb des für ihre Art typischen Mikrohabitats leben und der direkten Nachbarschaft von *D. rotundifolia* ausgesetzt sind (vgl. S.97).

2. Ergebnisse

In der Tabelle 14 wurden die Mittelwerte der Parameter aller bei der Korrelationsanalyse verwendeten Pflanzen beider Arten vom Jahre 1985 gegenübergestellt. Zusätzlich wurden die im *D. rotundifolia* - Mikrohabitat wachsenden *D. intermedia* - Pflanzen (*D. int.* Feld L) in die Tabelle aufgenommen. Hierbei wurden sowohl die in der Korrelationsanalyse verwendeten Pflanzen der beiden Arten *untereinander*, als auch jeweils mit den "falsch" stehenden Pflanzen von *D. intermedia* verglichen (Spalte 2 und 3).

Ein Vergleich der Höhe des Pflanzenstandorts zeigt noch einmal das übliche Bild: *D. rotundifolia* bewohnt höhere Bereiche des Moorbodens als *D. intermedia*. Die "falsch" stehenden Individuen von *D. intermedia* (Feld L) liegen zwar deutlich über der Höhe ihrer "normalen" Artgenossen, zeigen aber auch in dem für sie nicht üblichen Mikrohabitat eine Tendenz zu den tieferen

Tab.14: Mittelwerte der im Jahr 1985 gemessenen Eigenschaften und Leistungen der in ihrem typischen Mikrohabitat stehenden Pflanzen von *D.rotundifolia* und *D.intermedia*, sowie einer Gruppe von *D.intermedia*-Pflanzen, die im Mikrohabitat von *D.rotundifolia* angesiedelt ist (*D.int.(L)*). Die angesetzte Signifikanzschwelle liegt bei $p = 0.05$.

	<i>D.intermedia</i>	<i>D.rotundifolia</i>	<i>D.int. (L)</i>
relative Höhe des Standorts (cm)	3.6	13.9	12.0
Nachbarkoeffizient	2.0	3.4	1.9 #
Biomasse / Pflanze (mg)	32.2	2.2	1.9 +
Früchte / Pflanze	2.2	0.1	0 +
Mortalität zwischen zwei Beobachtungsjahren (%)	0	25 §	30 §
Vegetationsdauer (Tage)	128	160	142
Fangfläche / Pflanze (cm ²)	7.4	2.0	0.6
Fangfläche / Biomasse (cm ² /mg)	0.23	0.89	0.33
Beute / Pflanze (mg TB)	6.36	0.47	0.06
Beute / Fangfläche (mg/cm ²)	0.86	0.24	0.09
Beute / Biomasse	0.197	* 0.209	0.039

*: Unterschied zwischen *D.rotundifolia* und *D.intermedia* nicht signifikant.

+: *D.intermedia* von Feld L sind nicht unterschiedlich zu *D.rotundifolia*

#: *D.intermedia* von Feld L sind nicht unterschiedlich zu "normal" stehenden Pflanzen derselben Art.

§: Signifikanztest nicht durchführbar.

Bereichen. Sie liegen im Schnitt etwa 2 cm unter *D.rotundifolia*.

Bezüglich ihres intraspezifischen Nachbarkoeffizienten sind sich beide *D.intermedia* - Gruppen gleich und zeigen einen gemeinsamen Unterschied zu *D.rotundifolia*, der sich zahlenmäßig mit mehr nachbarschaftlichem Einfluß auseinandersetzen muß. Allerdings ist, wie schon erwähnt, nicht klar, ob der Nachbarkoeffizient für die beiden Sonnentauarten bei gleichem Wert einen gleichen Nachbareinfluß bedeutet. Es könnte auch sein, daß er die

Nähe der Nachbarn über- und deren Größe unterbewertet, so daß automatisch kleine Pflanzen, die enger beieinander stehen, einen höheren Wert produzieren. Der Koeffizient taugt also eher zum innerartlichen als zum zwischenartlichen Vergleich.

Die Biomasse pro Pflanze zeigt bei den für diese Untersuchung verwendeten Individuen noch größere Artunterschiede als bei den zufällig ausgewählten (vgl. Tab.3): *D.intermedia* ist etwa 15 mal größer als *D.rotundifolia*. Die auf Feld L stehenden *D.intermedia* sind in diesem Punkt dagegen nicht von *D.rotundifolia* unterscheidbar.

D.intermedia zeigt eine wesentlich höhere Reproduktions-tätigkeit als *D.rotundifolia*. Dies bezieht sich nicht nur auf den in der Tabelle gezeigten Unterschied an Früchten pro Pflanze, sondern auch auf die vegetative Vermehrung, die ja ausschließlich bei dieser Art festgestellt werden konnte. Die auf Feld L wachsenden Individuen von *D.intermedia* dagegen sind völlig infertil: es werden weder Früchte noch Blattachselknospen gebildet.

Die Mortalität lag 1985 bei *D.intermedia* bei 0 %, im Jahr zuvor bei ca. 3 %, also in jedem Fall sehr niedrig im Vergleich zu *D.rotundifolia* mit etwa 25 % (sowohl '85 als auch '86). Nur die "falsch" stehenden *D.intermedia* gingen noch häufiger zugrunde: Im Jahr 1985 waren es 30 % aller Pflanzen.

Die Vegetationsdauer liegt für *D.intermedia* im Schnitt um mehr als vier Wochen unter der von *D.rotundifolia*. Die auf den Bülden stehenden Exemplare von *D.intermedia* (Feld L) zeigen zwar eine deutlich längere aktive Zeit als ihre "richtig" (in den Schlenken) stehenden Artgenossen, erreichen aber nicht die Werte von *D.rotundifolia* auf den Bülden. Dies legt nahe, daß für die Länge der Vegetationszeit sowohl die Bedingungen der Mikrohabitate als auch die unterschiedlichen Reaktionsnormen der beiden Sonnentauarten verantwortlich sind.

Die Fangfläche pro Pflanze liegt bei *D.intermedia* zwar wesentlich höher als bei *D.rotundifolia*, aber dieser Unterschied ist bei weitem nicht so ausgeprägt, wie der Biomasseunterschied vermuten ließe.

Dies bedeutet, daß *D.intermedia* wesentlich weniger Fangfläche pro eigener Biomasse produziert als *D.rotundifolia*. Daß dies nicht nur an der geringeren Investition in Früchte liegt, die *D.rotundifolia* tätigt, zeigen die völlig fruchte-

losen *D.intermedia* von Feld L. Diese produzieren zwar mehr Fangfläche als ihre im normalen Habitat stehenden Artgenossen, aber immer noch nur einen Bruchteil von *D.rotundifolia*. Es muß also ein artspezifisches Charakteristikum sein, daß *D.rotundifolia* etwa dreimal mehr Fangfläche pro Biomasse aufbaut als *D.intermedia*.

Betrachtet man die Fangleistung pro Pflanze, so schneidet *D.intermedia* wesentlich besser ab als *D.rotundifolia*, allerdings nur, was die im normalen Mikrohabitat stehenden Pflanzen betrifft. Die Pflanzen dieser Art aus Feld L haben dagegen ausgesprochen geringen Erfolg, auch im Vergleich zu den neben ihnen stehenden *D.rotundifolia*.

Die Effektivität der Fangfläche, also die Beutemenge pro Fangfläche, zeigt ähnlich gerichtete Differenzen zwischen den drei betrachteten Pflanzengruppen wie die individuelle Fangleistung (s.o.), die aber weit weniger dramatisch ausfallen. Der Grund für die geringere Diskrepanz liegt in der erwähnten unterschiedlichen Durchschnittsgröße der beiden Sonnentauarten, deren Einfluß bei der Berechnung der Fangleistung pro Fangfläche wegfällt. Daß die *D.intermedia* - Pflanzen von Feld L auch hier den beiden anderen Gruppen klar unterlegen sind, läßt vermuten, daß ihre Fangstrategie (Blattform und Blattstellung entsprechen ihren Artgenossen in den Schlenken) in diesem Mikrohabitat fehl am Platze ist.

Bezieht man schließlich die Fangflächenproduktion pro eigener Biomasse mit in die Berechnung ein, so ergibt sich ein ganz anderes Bild: Die Fangleistung pro Biomasse, und damit der Erfolg bei der Nutzung der limitierenden Umweltressource, ist bei den zwei Sonnentauarten nahezu identisch. Nur die außerhalb des für ihre Art typischen Mikrohabitats stehenden *D.intermedia* (Feld L) zeigen hier signifikant schlechtere Werte.

Es soll noch einmal betont werden, daß davon ausgegangen wird, daß der bei den Fütterversuchen gefundene "Ameiseneffekt" bei diesen Werten nicht zu Buche schlägt bzw. bereits im Fang-erfolg enthalten ist (vgl. S.96).

Diskussion

Ein Manko der gezeigten Gegenüberstellung ist, daß die hierzu verwendeten Pflanzen nicht zufallsgemäß bestimmt wurden. Die Pflanzen wurden vielmehr nach folgenden zwei Gesichtspunkten für die Beobachtungen ausgewählt:

1. Sie sollten hinsichtlich Größe, Standort und nachbarschaftlichen Verhältnissen möglichst das für die entsprechende Art typische Spektrum vertreten.
2. Sie sollten auf kleinen Arealen zusammenstehen, da nur so ein eventueller Nachbareffekt messbar erschien. Außerdem waren aus zeitlichen Gründen nur die Beobachtung von nahe beieinander stehende Pflanzen in genügend großer Anzahl von einer Person an einem Tag zu bewältigen.

Im Gegensatz zu den Messungen bei den Moorvergleichen (vgl.S.21f) liefern die zur Langzeitbeobachtung verwendeten Pflanzen daher keine für die Verhältnisse im Moor allgemeingültigen Mittelwerte. Es ist denkbar, daß durch unbewußte Auswahl von für diese beiden Arten "typischen" Pflanzen sich die Mittelwerte hier stärker unterscheiden, als es für die Gesamtpopulation zutreffend ist. Für die Korrelationsanalyse jedoch dürfte der Nachteil der Nichtzufälligkeit weniger ins Gewicht fallen, so daß er für den Vorteil der Praktikabilität in Kauf zu nehmen war.

Die Ergebnisse dieser Gegenüberstellung passen auch zu dem, was schon in den vorausgegangenen Kapiteln über die beiden koexistierenden Sonnentauarten berichtet wurde. Die Erfolgsbilanz bezüglich der wichtigsten limitierenden Ressource, der Arthropodenbeute, ist letztendlich für *D.rotundifolia* und *D.intermedia* gleich. Die investierte eigene Biomasse wird bei beiden Arten mit gleicher Beutemenge entlohnt. Alle anderen Unterschiede können wohl als Anpassung an die jeweilige Gesamtstrategie gewertet werden, die in den beiden Mikrohabitaten naturgemäß verschieden sein muß.

Gesamtdiskussion

1. Die Bedeutung der Beute für den Sonnentau

Nach den vorliegenden Untersuchungen kann es als erwiesen gelten, daß die Carnivorie auch im Freiland für den Sonnentau einen limitierenden Faktor darstellt. Bisher war man bei dieser Frage auf die Interpretation von Laborversuchen angewiesen, die aber im wesentlichen nur zeigen konnten, daß die Carnivorie für den Sonnentau eine Möglichkeit ist, an Mineralien zu kommen.

Die jetzt durchgeführten Fütterversuche und auch die Beobachtungen über zwei Jahre haben gezeigt, daß sowohl bei *D. rotundifolia* als auch bei *D. intermedia* das Fangen von Tieren die Pflanzen nachhaltig positiv beeinflusst und daher sicher auch unter positivem Selektionsdruck stehen dürfte. Alle für die Fitness wesentlichen Merkmale der Pflanzen, wie Biomasse und Reproduktionsleistung, wurden durch die Carnivorie verbessert.

Auch das mögliche Überleben von ein oder zwei Jahren ohne Beute kann nicht darüber hinwegtäuschen, daß nicht - fangende Pflanzen weniger reproduktiv sind und damit weniger Fitness bezüglich dieses Faktors zeigen. Bei den harten Lebensbedingungen, die das Moor für Pflanzen bietet, wären Individuen, die keine Insekten fangen, sicher schon nach wenigen Jahren von der Bildfläche verschwunden, sei es, daß sie nicht mehr mit dem schnellwüchsigen *Sphagnum* mithalten könnten (im Falle von *D. rotundifolia*) oder daß die Reproduktion und damit der Ersatz unvermeidbarer Ausfällen in der Population vermindert und schließlich ganz eingestellt wird.

Der Sonnentau hätte wahrscheinlich bei den in Mitteleuropa gegebenen Versuchsbedingungen keine Möglichkeit, im Konkurrenzkampf um die Mineralien des Substrates mitzuhalten, da sein Wurzelsystem wie bei den meisten carnivoren Pflanzen stark reduziert ist (Schmucker, Linnenmann 1953, Lüttke 1983). Die anderen moorbewohnenden Pflanzen haben dagegen alternative spezielle Methoden entwickelt, diese karge Nährstoffquelle zu erschließen (vgl. S.5).

Daß die tierische Beute für die untersuchten Sonnentauarten per Saldo als der limitierende Faktor nachgewiesen wurde, soll aber nicht heißen, daß nicht gelegentlich auch andere Um-

weltparameter ähnlich bedeutend werden können. Es wäre z.B. denkbar, daß bei einer langen Schlechtwetterperiode das Licht limitierend wird und damit der unterschiedliche relative Lichtgenuß beider Sonnentauarten zum Tragen kommt (vgl. S.49). Auch der in der Korrelationsanalyse gegebene Hinweis auf die Bedeutung der Größe der Assimilationsfläche weist in diese Richtung (vgl. S.115).

Wenn das Wetter dagegen lange sonnig und niederschlagsfrei bleibt, könnte auch das Wasser zeitweise ein solcher Mangelfaktor werden (vgl. S.116).

Im Ganzen scheinen diese Parameter aber hinter der Bedeutung des Beutefangs als für die Pflanzen limitierender Faktor zurückzustehen.

Das Fangen von Beute ist dabei wahrscheinlich nicht als direktes Blühstimulans nötig, wie z.B. beim Wasserschlauch *Utricularia exolata* zeitweise vermutet wurde (Harder 1964, Harder & Zemlin 1967), sondern wirkt vermutlich auf dem Wege, daß Pflanzen mit hohem Fangerfolg größer werden und eher eine Biomassenschwelle überschreiten, die zur erfolgreichen Blühinduktion nötig ist. Ähnlich verhält es sich wahrscheinlich auch bezüglich der vegetativen Vermehrung, die nur bei *D.intermedia* beobachtet werden konnte. *D.rotundifolia* erreicht unter den im Untersuchungsgebiet vorherrschenden Bedingungen den entsprechenden Schwellenwert an Biomasse nicht, der bei *D.intermedia* erkannt werden kann (vgl. Anlage 1).

Das Hochmoor ist, wie schon erwähnt, ein zeitweise sehr trockener (Wilmanns 1978), immer aber ein sehr stickstoffarmer Standort (Greb 1957). Stickstoffmangel kann bei Pflanzen zu verringerter Trockenheitsresistenz führen (Penman 1956) und dazu passend auch die Ausbildung von Xeromorphiemerkmalen fördern (Mothes 1932). Die Carnivorie ist daher auch eine mögliche Ursache dafür, daß der Sonnentau zu den wenigen hochmoorbewohnenden Gefäßpflanzen gehört, die keine Xeromorphiemerkmale aufweisen (Greb 1957).

Der Grund für die Evolution der Carnivorie bei den Droseraceen ist einleuchtend: Sie kommen fast ausschließlich auf sehr nährstoffarmen Böden vor, z.B. auf ausgewaschenem Sand oder auf Moor. Im letzteren Fall kommt noch hinzu, daß viele Mineralien (z.B. Stickstoff, Phosphor, Kalium) im sauren Milieu des Torf-

bodens zusätzlich in ihrer Bioverfügbarkeit eingeschränkt sind (Larcher 1973). In einer solchen Umgebung ist eine vom Substrat unabhängige Nährstoffquelle für die Pflanzen natürlich sehr vorteilhaft. Dieser Vorteil wird auch dadurch deutlich, daß der Sonnentau als ausgesprochene Pionierpflanze fungieren kann. Er besiedelt oft frische Torfstiche und kann dort für lange Zeit einziger Bewohner sein (Lloyd 1942). *D. anglica* gilt als typische Pionierpflanze bei der Hochmoor - Regeneration (Schwaar 1977).

Der letzte Aspekt führt uns zum nächsten Thema.

2. Die Bedeutung der Beute für das Moor

Vergleicht man bei einem ombrotrophen (nur über Flugstaub und Regen mit Mineralien versorgtem) Hochmoor den Stickstoffeintrag über Niederschläge mit der Stickstoffbindung bei der Torfbildung, so kommt man auf einen Fehlbetrag von ca. 1 - 3 kg Stickstoff pro Hektar und Jahr, der auf anderem Weg ins Moor gelangen muß (Aletsee 1967, Overbeck 1975). Der Gesamteintrag auf diesem Weg liegt nach Larcher (1976) bei 10 - 20 und nach Firbas (1952) bei 4.5 - 7.8 kg pro Hektar und Jahr (u.a. abhängig von der Entfernung zu industriellen Ansiedlungen). Es taucht die Frage auf, ob nicht der Nährstoffimport über die carnivoren Pflanzen einen Teil der genannten Erklärungslücke füllen könnte.

Man kann davon ausgehen, daß praktisch alle Mineralien der vom Sonnentau gefangenen Tiere auf direktem oder indirektem Weg früher oder später dem Moor zugute kommen. Schließlich scheint es keine quantitativ bedeutsamen Fressfeinde zu geben, die Biomasse und damit Mineralien des Sonnentaus aus dem Moor forttransportieren könnten. Entweder werden die Nährstoffe zunächst in den Sonnentau eingebaut und erst später beim Zerfall von Pflanzenteilen wieder freigegeben, oder sie fallen, gebunden an die unverdaulichen Chitinhüllen, zu Boden und werden dort von Mikroorganismen freigesetzt. In beiden Fällen wird wohl der größte Teil dieser Mineralien wieder in anderes Pflanzenmaterial eingebaut, da die nicht-carnivoren Moorpflanzen, wie erwähnt, sehr effektiv sein müssen beim Einfangen der dringend benötigten Ionen (vgl. S.5).

Ein weiterer möglicher Umweg läuft über die Ameisen. Besonders bei *D.rotundifolia* dürfte ein Großteil der Beute von Ameisen geplündert und für ihre Zwecke verwendet werden (vgl. S. 58f). Auch hierbei werden die Nährstoffe letztendlich über den Ameisenkot wieder freigesetzt, und auch dieser Anteil wurde ja zunächst vom Sonnentau gefangen.

Tab.15 zeigt den Versuch, die Bedeutung des Sonnentaus für die Nährstoffzufuhr eines Moors zu quantifizieren. Da *D.anglica* in dem untersuchten Moor sehr selten war (vgl. Anlage 2), wird der sicherlich nur geringe Beitrag dieser Art außer acht gelassen. Die Fangleistung pro Biomasse (Zeile 1) und die Biomasse pro Fläche (Zeile 2) bezüglich beider Sonnentauarten ergeben die Fangleistung pro Hektar (Zeile 3). Nimmt man an, daß etwa 10 % des Trockengewichts der Insekten aus Stickstoff bestehen (Watson et al. 1982, für den Collembolen *Hypogastruris vernalis*), dann kommt man auf einen Eintrag von etwa einem Viertel kg Stickstoff pro Hektar und Sonnentauart auf diesem Weg (Zeile 4).

Tab.15: überschlagsberechnung des potentiellen Stickstoffeintrags ins Moor über den Insektenfang von *D.rotundifolia* und *D.intermedia* (näheres im Text).

	<i>D.rotundifolia</i>	<i>D.intermedia</i>
Beute pro Pflanzenbiomasse (mg/mg, jeweils Trockengewicht)	0.21	0.20
Pflanzenbiomasse pro Hektar (kg)	12.4	14.0
Beute pro Hektar (kg)	2.4	2.9
Stickstoffeintrag pro Hektar (kg)	0.24 *	0.29 *
Stickstoffeintrag pro Hektar incl. geplündertem Teil (kg)	0.87	0.31
Stickstoffeintrag pro Hektar über beide Sonnentauarten (kg)	ca. 1 kg	

*: etwa 10 % des Insektentrockengewichts besteht aus Stickstoff (siehe Text).

Nimmt man an, daß bei *D.intermedia* 5 und bei *D.rotundifolia* 71 % der gefangenen Tiere von Ameisen geplündert wurden (Werte für verfütterte *Drosophila melanogaster*) und nur die verbliebenen als gefangen registriert wurden, müssen die Eintragswerte entsprechend erhöht werden (Zeile 5). Es ergibt sich für das Jahr 1985 ein gesamter Stickstoffeintrag über die Fangleistung des Sonnentaus von etwa 1 kg pro Hektar.

Diese Berechnung berücksichtigt allerdings nicht, daß ein sicherlich bedeutsamer Anteil der gefangenen Tiere selbst aus dem Moor stammt. In solchen Fällen läge also ein Reimport von Nährstoffen beziehungsweise deren mikrogeographische Umverteilung vor. Der Anteil der Tiere, die von außerhalb des Moores stammen, dürfte auch von der Größe der Moorfläche abhängen und läßt sich nicht quantitativ bestimmen.

Wichtiger als die Herkunft der Beute ist vielleicht die Überlegung, was mit den Tierkörpern geschehen wäre, wenn sie nicht vom Sonnentau gefangen worden wären. Hätten sie letztendlich außerhalb oder innerhalb des Moores ihre Nährstoffe wieder freigegeben? Auch diese Frage läßt sich nicht quantitativ beantworten.

Geht man davon aus, daß alle gefangenen Tiere nur als solche dem Moor zugute kommen und die Fangleistungen einen verallgemeinerbaren Wert darstellen, so läßt sich sagen, daß etwa 10 % des gesamten Stickstoffimports in ein ombrotrophes Moor über die carnivoren Pflanzen erfolgen kann. Dies könnte die oben genannte Erklärungslücke bezüglich der Stickstoffimport - Berechnung zum Teil ausfüllen.

Andere Möglichkeiten der Stickstoffzufuhr für die Vegetation außerhalb der Niederschläge wären der Tierkot (Müller K, 1965) und Umlagerungen im Moor, z.B. durch die Zersetzungstätigkeit der Mycorrhiza bei Ericaceen (Burgeff 1961).

3. Die Bedeutung des Sonnentaus für die Tiere

a) Beutetiere

Die Fangaktivität des Sonnentaus dürfte sich auch auf die Populationen der Beutetiere auswirken.

Betrachtet man nur die Verhältnisse im Hauptmoor, so kommt auf die gesamte Moorfläche (ca. 1.3 Hektar) immerhin eine Gesamtfangfläche beider Sonnentauarten von 630 m² (berechnet aus der Individuenzahl pro Fläche und der durchschnittliche Fangfläche pro Individuum für beide Arten). Das bedeutet, etwa 5 % der Moorfläche sind aus der Sicht der Insekten eine tödliche Falle. Für eine Fliege findet also, rein statistisch gesehen, jede zwanzigste Landung auf einem Fangblatt statt.

Von dieser Berechnung ausgehend, wäre zu vermuten, daß die sonnentaubedingte Mortalitätsrate einzelner Tierpopulationen beträchtlich sein kann. Es muß allerdings auch berücksichtigt werden, daß sich normalerweise etliche Tiere, vor allem große, von selbst wieder befreien können und daß wahrscheinlich einige Arten Methoden entwickelt haben, eine Gefangennahme durch den Sonnentau auf andere Art zu vermeiden (z.B. *Macrosteles ossianilssoni*, vgl. S.86). Andererseits sind z.B. für Libellen die Schlenken, typische Mikrohabitate von *D.intermedia*, wegen ihres offenen Wassers ein idealer Platz für die Ablage der Eier, so daß diese gar nicht umhin können, die Nähe des Sonnentaus aufzusuchen, wenn sie generell an das Habitat Moor gebunden sind.

Wie auch immer, über die quantitative Bedeutung des Sonnentaus als "Räuber" für die Sterblichkeit in Arthropodenpopulationen läßt sich nur spekulieren. Sie ist jedoch möglicherweise größer als bisher angenommen.

b) Die moorbewohnenden Ameisen

Als nutzbringende Pflanze dagegen hat der Sonnentau für eine Tiergruppe ganz sicher eine positive Bedeutung, nämlich für die Ameisen. Wie bereits beschrieben, gibt es gute Evidenz, daß ein Großteil der gefangenen Tiere durch plündernde Ameisen entfernt und gefressen wird (vor allem betrifft das *D.rotundifolia*). Die Frage ist, welcher Anteil des gesamten Futters der Ameisen auf diesem Weg gesammelt wird.

Zur Beantwortung dieser Frage soll eine Überschlagsrechnung beitragen: Nimmt man als durchschnittliches Trockengewicht der Ameisen 0.6 mg an (berechnet aus den Ausmaßen, vgl. S.94f), als Ameisenzahl pro Kolonie 1000 (Kolonien von moorbewohnenden Ameisen sind wegen des hohen Bodenwasserspiegels sehr klein) und als Koloniedichte etwa eine pro 8 m² (gemessen im Rahmen eines ökologischen Praktikumprojektes in einem vergleichbaren Moor), so erhält man eine Ameisendichte von 126 Individuen pro m², was einer Biomasse von 76 mg pro m² entspricht (die Daten gelten jeweils als Durchschnittswerte für alle drei hier gefundenen Ameisenarten). Wenn etwa die doppelte Menge der von *D.rotundifolia* pro m² Moorfläche im Laufe eines Jahres als gefangen registrierten Beute (260 mg, berechnet aus Tab.15) von den Ameisen abtransportiert und gefressen werden (vgl. Fütterversuche auf S.58f), so bedeutet das, daß einem Gewicht der Ameisen von 76 mg ein vom Sonnentau abgesammeltes Beutegewicht von über 500 mg gegenübersteht.

Trotz der großen Unsicherheitsfaktoren in dieser Überschlagsrechnung und trotz der Tatsache, daß über den tatsächlichen Nahrungsbedarf freilebender Moorameisen keine Daten bekannt sind, legt dieser Vergleich nahe, daß die Ameisen einen nicht unerheblichen Teil ihrer Nahrung auf dem Weg über Plünderungen des Sonnentaus (vor allem *D.rotundifolia*) erhalten.

Als weitere Futterquellen für die Ameisen kommen z.B der Honigtau von Wurzelläusen (aus Jacobs, Renner 1974), selbst gefangene Beutetiere und die vom Sonnentau übrig gelassene Chitinskelette in Frage. Letzteres könnte natürlich den über den Sonnentau vermittelten Futteranteil der Ameisen noch einmal erhöhen, aber um einen eher geringen Betrag.

c) Die Zwergzikade *Macrosteles ossiannilssoni*

Noch eine weitere Tierart hat sich den Sonnentau offensichtlich nutzbar gemacht: *Macrosteles ossiannilssoni*; eine Zwergzikadenart. Diese Tiere können - als Juvenile und als Adulte - oft auf der tentakelfreien Rückseite der Fangblätter und auf den Blattstielen sitzend beobachtet werden. Dort kann man auch Exuvien derselben Art finden, deren Saugrüssel noch in der Pflanze stecken. Mehrere Indizien sprechen dafür, daß diese Lokalität von der Zikade aktiv aufgesucht wird:

1. Es konnten keine anderen Tiere bei ähnlichem Verhalten beobachtet werden, obwohl viele von ihrer Körpergröße her ohne weiteres ebenfalls hier Platz fänden.
2. Diese Zikadenart zeigt bemerkenswerte Geschicklichkeit im Umgang mit dem Sonnentau, sowohl wenn sie die Pflanze aufsuchen will (Zielgenauer Sprung auf den Blattstengel), als auch, wenn sie sich auf der Blattrückseite bewegt.
3. *Macrosteles ossiannilssoni* ist zu einem wesentlich niedrigeren Anteil im Beutetierspektrum des Sonnentaus vertreten, als ihrer Abundanz in der Nähe der Pflanzen entspricht (vgl. S.86 und Tab.11). Morphologische Eigenheiten der Zikade, die diesen Befund erklären könnten (z.B. Körpergröße, schuppige Körperoberfläche) sind nicht erkennbar (vgl. S.85). Daher ist es wahrscheinlich, daß diese Tiere sich Verhaltensweisen angeeignet haben, die einer Gefangennahme durch den Sonnentau entgegenwirken.

Es gibt eine Reihe von Gründen, die eine solche Anpassung nutzbringend erscheinen lassen:

1. Fast alle Gefäßpflanzen des Hochmoores sind xeromorph und haben daher unter anderem eine verdickte Kutikula. Der Sonnentau macht hier, wahrscheinlich aufgrund seiner Fähigkeit zur Carnivorie, eine seltene Ausnahme (Müller-Stoll 1947, Greb 1957) und bietet so Pflanzensaugern einen relativ leichten Zugang zum seinem Phloemsaft (vgl. S.131).
2. Pflanzensauger haben möglicherweise wegen der Zusammensetzung ihrer Nahrung (Phloemsaft enthält ganz überwiegend Kohlenhydrate, Heß 1977) eher Schwierigkeiten, genügend Mineralien zu requirieren, während Energiemangel kaum zum Tragen kommt. Blattläuse z.B. schleusen bekanntlich viel mehr Pflanzensaft

durch ihren Körper, als zum Ausgleich ihrer Energiebilanz nötig wäre und scheiden Zuckersaft wieder aus. Wäre der Pflanzensaft mineralienreicher, könnten sie sich diesen Aufwand möglicherweise sparen. Es könnte daher für Pflanzensauger durchaus von Vorteil sein, Wirtspflanzen mit besonders mineralienreichem Saft zu finden. Der Sonnentau mit seiner Fähigkeit zur Carnivorie könnte hier besseres Futter bieten als die anderen Moorpflanzen, wenn auf der Vorderseite der Blätter gerade ein Beutetier verdaut wird.

3. Die randständigen Tentakel der Fangblätter können ein Stück nach hinten gebogen sein, so daß eine auf der Blattrückseite sitzende Zikade möglicherweise Schutz vor Fressfeinden genießt. Die Tentakel reagieren nicht auf Reize von der Blattrückseite (Darwin 1875), so daß dem Tier, wenn es vorsichtig genug ist, vom Sonnentau kaum Gefahr droht.

Die beschriebene Beziehung zwischen *Macrosteles ossiannilssoni* und dem Sonnentau erscheint also durchaus sinnvoll und plausibel, und es könnte möglich sein, daß der Nutzen für die Zikade die Nachteile (sie wird ja gelegentlich auch gefangen) überwiegt.

Der Schaden für den Sonnentau ist schwer abzuschätzen, dürfte aber, verglichen mit dem Effekt der Plünderung durch Ameisen bei *D. rotundifolia*, eher gering sein.

Die aufgeführten Indizien können bestenfalls als plausible Hinweise dafür gelten, daß die beschriebene Beziehung tatsächlich in dieser Form besteht. Weitere Untersuchungen wären nötig, um Klarheit zu schaffen.

4. Nischentrennung und Nischenüberlappung

Der Begriff "ökologische Nische" umfasst alle denkbaren Beziehungen eines Organismus (bzw. einer Population) zu seiner Umwelt. Dazu gehören biotische Faktoren (z.B. Organismen der Umgebung, Räuber, Beute, Schädlinge, Nützlinge, Konkurrenten) und abiotische Faktoren (z.B. Klimabedingungen und Ressourcen wie Nährstoffe, Wasser, Energie). Die Fülle dieser Beziehungen, die ein Organismus mit der ihn umgebenden toten oder lebenden Materie eingeht, ist so immens, daß eine genaue Beschreibung einer solchen Nische nur selten möglich erscheint. Vor allem gilt das für die Organismen in ihrem natürlichen Umfeld, wo Schlüsse im wesentlichen nur aus Beobachtungen gezogen werden können, ohne daß man einzelne Parameter beliebig verändern kann. Entsprechend schwierig wird es, die Trennung und Überlappung von Nischenparametern vollständig zu beschreiben.

Auch im vorliegenden Fall muß daher immer die Einschränkung gelten, daß eine wirklich umfassende Beschreibung einer Nische bzw. der Nischentrennung nur theoretisch möglich ist.

Ein Sinn einer Nischentrennung kann darin liegen, Konkurrenz zwischen den Arten zu vermeiden, denn bestehende Konkurrenz bedeutet u.U. einen erhöhten Verbrauch an Energie oder Ressourcen.

Daß die beiden Sonnentauarten in dem untersuchten Moor getrennte Nischen innehaben, ist unbestreitbar, denn sie leben räumlich weitgehend voneinander getrennt, sind von verschiedener Gestalt, verwenden unterschiedliche Reproduktionsmethoden und haben ihre wichtigste Ressource, die Arthropoden, teilweise untereinander aufgeteilt.

Sie bewohnen Mikrohabitate, die sich in vielen Punkte deutlich voneinander unterscheiden. Begleitpflanzen, Bodenstruktur, Wasserstand und Mikroklima zeigen zum Teil völlig andere Eigenheiten und verlangen dementsprechend unterschiedliche physiologische Fähigkeiten und Toleranzbereiche der beiden Sonnentauarten.

Sie fangen unterschiedliche Beutetiere. Worauf diese Differenzen beruhen, ist nur qualitativ beschreibbar (Habitus und/oder Habitat? vgl. S.83f; zeitlich verschobene Fangaktivität? vgl. Abb.4), aber für die Pflanzen ist hier in erster Linie der Effekt wichtig. Alle Versuche und Beobachtungen haben gezeigt, daß die

tierischen Beute als limitierender Faktor fungiert. Eine teilweise Ressourcentrennung bezüglich dieses Faktors hat sicher eine Minderung von Konkurrenz zur Folge.

Die Nischen der beiden Sonnentauarten sind natürlich nicht bezüglich aller Parameter voneinander getrennt. Schon die Höhenverteilung im Hauptmoor und in allen verglichenen Mooren zeigt, daß es hier Überlappungsbereiche gibt. Das Mikrohabitat von *D. intermedia* scheint hierbei eher gefeilt zu sein gegen Besiedlung durch *D. rotundifolia* als umgekehrt. In den Schlenken findet man praktisch nie Individuen von *D. rotundifolia*, wohl aber in den Büten solche von *D. intermedia*. Im letzteren Fall scheint aber das artfremde Mikrohabitat für *D. intermedia* ein "steriles Zerstreungsgebiet" zu sein, das heißt, Ansiedlung ist möglich, aber keine Reproduktion.

Auch die Trennung der Beutetierspektren ist nicht vollkommen (vgl. Tab. 11). Eine Quantifizierung der Nischenüberlappung in diesem Punkt ist aber, wie schon erwähnt, aus praktischen Gründen unmöglich.

5. Die Vermehrungsmethoden

Die beiden Arten zeigen unterschiedliches Reproduktionsverhalten. Dabei ist es nur von sekundärer Bedeutung für die Pflanzen, wie es zustande kommt, daß nur *D. intermedia* vegetative Fortpflanzung betreibt und *D. rotundifolia* nicht. Auch wenn beide Arten prinzipiell zur Knospung fähig sind, so ist es offenbar die Methode der einen, die gesamte Biomasse einer Population auf so viele Individuen aufzuteilen, daß der Schwellenwert zum Knospen nicht erreicht wird, wohl aber der zum Blühen. Das Resultat jedenfalls ist, daß *D. rotundifolia* nur blüht und *D. intermedia* blüht und sich durch Knospung vermehrt.

Die unterschiedlichen Reproduktionswege dürften Anpassungen an das jeweils bevorzugte Mikrohabitat sein.

Die vegetative Vermehrung hat für *D. intermedia* sehr wahrscheinlich eine größere Bedeutung für die Fortpflanzung vor Ort als die Samenbildung. Man kann oft ganze Polster von Pflanzen sehen, die auf engstem Raum beieinander stehen und offensichtlich durch oft wiederholte Knospung aus einer Mutterpflanze hervorge-

gangen sind. Ein gutes Beispiel dafür gibt Abb.37. Hier ließ sich einer dieser vermutlichen Klone optisch sehr gut von den anderen Pflanzen unterscheiden, denn er zeigte eine Vergrünung der Blüten, bei der die ansonsten weißen Blütenblätter zu grünen und mit Tentakeln besetzten Fangblättern umgebildet waren. Das Bild zeigt die Blüten von den Bewohnern einer Schlenke, wobei die vergrünten durch helle Kreise und die normalen durch schwarz gefüllte Kreise dargestellt sind.

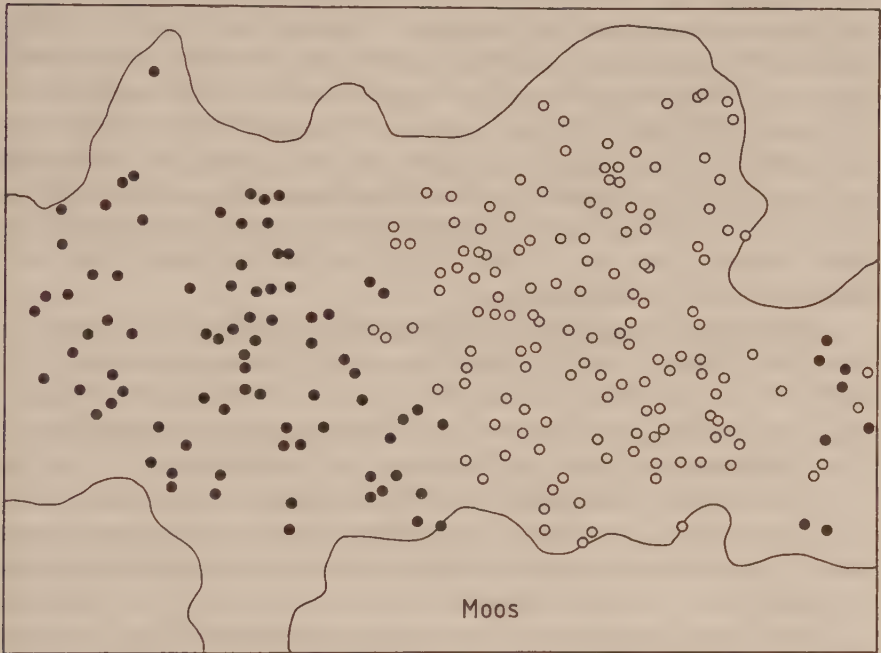


Abb.37: Verteilung von Normalblüten (Punkte) und vergrünten Blüten (Kreise) bei Pflanzen von *D.intermedia* in einer Schlenke. Die Grenze zwischen dem Torfschlamm der Schlenke und dem Moos der umgebenden Büten ist eingezeichnet.

Alle Pflanzen mit Vergrünung dürften aus einer Mutterpflanze hervorgegangen sein, da keine Normalpflanzen zwischen ihnen zu finden waren (zumindest keine blühenden).

Das Bilden größerer Klone mittels vegetativer Vermehrung durch Blattachselknospen scheint nur in den wasserbedeckten Torfschlammflächen gut möglich zu sein, da nur hier die neuen Pflan-

zen ungehindert auseinanderwachsen können (vgl. Anlage 1 und Abb. 36). In den Büten würde dies die dichte und zum Teil verfilzte Vegetation weitgehend behindern. Außerdem ist die Knospung in den Schlenken auch besonders günstig: Kleine Samenkeimlinge können zwar prinzipiell auch unter Wasser leben, aber dort nichts fangen und dürften daher kaum jemals erwachsen werden. Dies kann ihnen nur gelingen, wenn sie zufällig am Rande einer Schlenke keimen oder dort, wo wenigstens zeitweise der Wasserspiegel ausreichend absinkt. Diese höhergelegenen Standorte sind wiederum später für das Leben einer adulten Pflanze von Nachteil. In der Mitte einer Schlenke scheint sich eine neue Pflanze nur etablieren zu können, wenn sie von Anfang an so groß ist, daß sie den Wasserspiegel zum Beutefang überragen kann. Eine solche Anfangsgröße ist aber nur bei Knospung erreichbar und das auch nur dann, wenn zum einen die sich vermehrende Pflanze selbst groß genug ist und zum anderen einen möglichst gleichgroßen Nachkömmling produziert, damit sowohl Mutter- als auch Tochterpflanze in der Lage sind, über die Wasseroberfläche hinauszuragen.

Der Schwellenwert für Knospungen liegt tatsächlich recht hoch (vgl. Anlage 1) und die Neupflanzen sind erwartungsgemäß meist so ähnlich groß, daß man sie nicht unterscheiden kann. Man muß also annehmen, daß die Besiedlung der Mitte einer Schlenke mit *D.intermedia* vornehmlich von Rande her erfolgt.

Trotz der Bevorzugung der vegetativen Reproduktion kann natürlich eine Pflanze die Samenproduktion nicht völlig einstellen, solange die Möglichkeit erhalten bleiben soll, auch neue und entferntere Habitate zu besiedeln.

Daß Blühen und Fruchten für den Sonnentau nicht mehr im ursprünglichen Maß die Bedeutung der Rekombination hat, läßt sich daraus entnehmen, daß Autogamie bei den Droseraceen ganz allgemein gängig ist. Dadurch wird die Rekombinationsrate vermindert und die genetische Variationsbreite der Populationen eingeschränkt (Ehrendorfer, aus Strasburger 1983).

Es ist natürlich auch schwierig für eine Pflanze, Insekten sowohl als Beute wie auch zur Bestäubung zu nutzen. Wenn man davon ausgeht, daß sich Insekten evolutiv die Fähigkeit aneignen können, bestimmte Pflanzen zu vermeiden oder zu präferieren, kann man annehmen, daß die potentiellen Bestäuber wegen des hohen Risikos, dem sie beim Besuch des Sonnentaus ausgesetzt sind, eher auf

andere Pflanzenarten ausweichen.

Vielleicht ist der lange Blütenstengel von *D. rotundifolia*, neben der besseren Verbreitungsmöglichkeit der geflügelten Samen (vgl. S.18f), auch ein Versuch, diese beiden Bedürfnisse der Pflanzen bezüglich der Tiere zu trennen. Bei *D. intermedia* jedenfalls überragen die Blüten die Fangblätter nur unwesentlich, so daß hier das Risiko des Gefangen werdens für potentielle Bestäuber besonders groß sein dürfte.

Ein weiterer möglicher Grund für den Erfolg der Autogamie bei den mitteleuropäischen Droseraceen ist auch, daß der Sonnentau nach der letzten Eiszeit die an vielen verstreuten Orten neu entstehenden Moorflächen frisch besiedeln mußte. Eine Pflanze mit der Fähigkeit zur Autogamie ist aber, da sie auch als Einzelne ohne Bestäubungsprobleme eine neue Kolonie gründen kann, als Pionier in einem neuen Habitat sicher erfolgreicher als eine, die auf Bestäubung durch Artgenossen angewiesen ist.

6. Kann eine Selbstbeschränkung des Sonnentaus beim Beutefang sinnvoll sein?

Das enge Beieinanderstehen von vielen Pflanzen bei *D. intermedia* wirft ein neues Problem auf. Solche Pflanzengruppen konzentrieren unter Umständen eine gewaltige Fangfähigkeit auf geringem Platz. Die gesamte Fangfläche eines solchen Pulks kann durchaus der benutzten Bodenoberfläche gleichkommen oder diese sogar übertreffen (wie z.B. im Falle der Schlenke auf Abb.37). Das bedeutet, daß bei entsprechendem Fangerfolg eine für die Verhältnisse im Moor ungewöhnlich große Menge Mineralien auf einem kleinen Areal konzentriert und früher (z.B. herabfallende Beutestücke) oder später (zerfallende Pflanzenteile) freigesetzt wird. Nimmt man eine durchschnittliche Fangleistung von 0.86 mg pro cm² Fangfläche an (vgl. Tab.14) und geht davon aus, daß Bodenfläche gleich Fangfläche ist (wie oben erwähnt), dann kommt man auf einen Stickstoffbetrag, der in etwa dem Eintrag über die Niederschläge entspricht (auf einen Hektar hochgerechnet 8.6 kg, vgl. S.133). Der normale Stickstoffeintrag könnte sich auf diese Art also unter Umständen lokal verdoppeln.

Die Frage ist, ob durch eine solche lokale Düngung *D. in-*

termedia nicht seine Lebensgrundlage einengt, indem er das Wachstum konkurrierender Arten (z.B. Sphagnum, Fieberklee) an solchen Stellen erst ermöglicht oder zumindest fördert. Diese Pflanzen sind ja spezialisiert auf äußerst effektive Nährstoffaufnahme aus dem Substrat und dürften in diesem Punkt dem Sonnentau überlegen sein (vgl.S.5).

Ein verstärktes Wachstum anderer Pflanzenarten um Gruppen von *D.intermedia* konnte allerdings nicht beobachtet werden. Wahrscheinlich würde ein solcher Effekt dadurch verhindert, daß das stehende Wasser in diesem Mikrohabitat die vermehrt anfallenden Mineralstoffe relativ schnell im gesamten Schlenkenraum verteilt. Eine Wirkung der beschriebenen Art wäre also eher in der Form zu erwarten, daß eine Gruppe von *D.intermedia*-Pflanzen eine kleine Schlenke zunächst völlig ausfüllt und dann allmählich durch andere Pflanzen verdrängt wird. Dies ließe sich aber nur in einer über viele Jahre laufenden Beobachtung herausfinden.

Zusammenfassung

In den Jahren 1984 bis 1987 wurde auf einem kleinen Verlandungsmoor im Raum Chiemsee (Bayern) eine Feldstudie durchgeführt über Fragestellungen zur Ökologie und Koexistenz zweier sympatrischer Sonnentauarten, *Drosera rotundifolia* und *D.intermedia*.

Eine Messung von Dichte, Individualgröße und Verteilungsmuster zeigte für das hauptsächlich untersuchte Moor, daß

- a) die beiden Arten unterschiedliche Mikrohabitate bewohnten. *D.rotundifolia* besiedelte die oberen und *D.intermedia* die unteren Bereiche der hügeligen Mooroberfläche.
- b) die durchschnittliche Größe der Individuen beider Arten unterschiedlich war. *D.intermedia* wog im Schnitt dreimal soviel wie *D.rotundifolia*.
- c) der Erfolg beider Arten, gemessen als Biomasse pro Bodenfläche, gleich ist, da *D.rotundifolia* etwa dreimal häufiger vorkam als *D.intermedia*.

Eine Gegenüberstellung dieser Ergebnisse mit den Verhältnissen auf anderen Moorflächen zeigte, daß diese Art der Aufteilung des Habitats Moor zwischen den beiden betrachteten Sonnentauarten gängig ist, sofern beide nebeneinander vorkommen.

Fütterversuche zeigten, daß bei beiden Arten die Insektenbeute im Freiland einen wichtigen limitierenden Faktor darstellt, wobei allerdings *D.rotundifolia* hinsichtlich der eigenen Biomasseproduktion scheinbar mit einem etwa dreimal schwächeren Düngereffekt auf die verfütterten Tiere reagierte als *D.intermedia*. Eine ausgeprägte Aktivität plündernder Ameisen, wie sie im Mikrohabitat von *D.rotundifolia* bei weiteren Fütterversuchen festgestellt werden konnte (bei *D.intermedia* vernachlässigbar gering), legt nahe, daß diese Tiere für diesen Unterschied verantwortlich sind: Bezieht man den Plündereffekt in die Berechnungen mit ein, reagieren beide Arten auf die Zusatzfütterung gleich stark.

Eine Bestimmung der Arthropodenbeute beider Pflanzenarten über eine ganze Fangperiode hinweg zeigte, daß

- a) *D.rotundifolia* und *D.intermedia* signifikant unterschiedliche Beutearten fangen, wobei geflügelte Tiere und speziell solche, die als besonders gute Flieger bekannt sind (z.B. Tanzfliegen, Libellen) bevorzugt bei *D.intermedia*

und ungeflügelte besonders häufig bei *D. rotundifolia* zu finden sind. Eine exakte quantitative Beurteilung von Nischentrennung bzw. Überlappung bezüglich der Arthropodenbeute war jedoch aus praktischen Gründen nicht möglich.

- b) daß Schwankungen der Arthropodenpopulationen sich im Beutespektrum beider Sonnentauarten widerspiegeln.

Eine genaue Beschreibung der bevorzugten Mikrohabitate beider Arten ergab:

- a) Die Eigenschaften des Substrates zeigen deutliche Unterschiede in biologischen, physikalischen und chemischen Parametern. So ist der Standort von *D. rotundifolia* stärker von anderen Pflanzen beeinflusst, allgemein trockener und etwas mineralienreicher als der von *D. intermedia*.
- b) Die Temperaturen sind bei *D. intermedia*, wahrscheinlich wegen des hohen Wassergehalts im Substrat allgemein ausgeglichener als bei *D. rotundifolia*.

Eine Vermessung des Pflanzenhabitus ergab diverse quantitative Unterschiede zwischen den beiden Sonnentauarten:

- a) eine unterschiedliche Individualgröße (s.o.),
- b) Messungen des Wachstums der Blattform verschieden großer Pflanzen zeigten, daß, ausgehend von ähnlichen Formen bei kleinen Exemplaren, *D. rotundifolia* das Breitenwachstum und *D. intermedia* das Längenwachstum der Blattspreite betont und auf diese Art die bekannten unterschiedlichen Blattformen der erwachsenen Pflanzen allometrisch zustande kommen.
- c) Die Winkelstellung der Blätter zeigt einen signifikanten Unterschied: *D. intermedia* streckt seine Blätter stärker nach oben als *D. rotundifolia*, der sie oft direkt auf den Boden auflegt.
- d) Die Blütenstengel von *D. rotundifolia* sind wesentlich länger als die von *D. intermedia*.
- e) Aus Fotoauswertungen zum Pflanzenhabitus ergab sich eine deutlich unterschiedliche Höhenverteilung der ausgebrachten Fangfläche: *D. rotundifolia* fängt hauptsächlich in den ersten beiden Zentimetern über der Bodenoberfläche, während *D. intermedia* einen wesentlich größeren und höher liegenden Bereich bestreicht (von ca. 3 bis ca. 11 cm über der Bodenoberfläche).

Sowohl die unterschiedliche Fangflächen - Höhenverteilung, als

auch die jeweiligen Abundanzen der in Frage kommenden Beutetiere in den beiden Mikrohabitaten lassen sich als Ursachen für die teilweise Trennung der Beutetierspektren festhalten. Eine etwas unterschiedliche Entwicklung der Fangfläche im Jahresverlauf könnte hierfür ebenfalls von Bedeutung sein.

Ein Einfluß des Wetters (besonders der Sonnenscheindauer) auf die Fangleistung ist für beide Sonnentauarten, besonders deutlich aber für *D.intermedia*, nachweisbar. Die artspezifische Größe dieses Effekts wird diskutiert in Hinsicht auf die beiden Mikrohabitate und die Aktivität der Ameisen als Plünderer.

Die Messung diverser Eigenschaften und Leistungen von Pflanzen beider Arten über zwei Jahre hinweg, unter Vermeidung jeglichen Eingriffs in deren Leben, brachte folgende Ergebnisse:

- a) Die herausragende Bedeutung des Beutefangs für die Fitness der Pflanzen wird bestätigt.
- b) Weitere wichtige Faktoren können möglicherweise ab und zu limitierend wirken, wie z.B. die Assimilationsfläche und die Wasserversorgung.
- c) Die Bedeutung der Höhenverteilung des individuellen Standorts für den Erfolg der Pflanzen wird sichtbar. *D.rotundifolia* zeigt weiter oben, *D.intermedia* weiter unten bessere Fitness. In diesem Sinne scheinen auch beide Arten die Höhe ihres Standortes beeinflussen zu können.
- d) Intraspezifische Nachbarschaftseffekte werden deutlich: Nachbarschaft wirkt sich bei beiden Arten negativ aus. Interspezifische Effekte dieser Art sind nicht nachweisbar.
- e) *D.rotundifolia* produziert in dem untersuchten Gebiet nur Samen, während *D.intermedia* zusätzlich in beträchtlichem Ausmaß vegetative Vermehrung über Blattachselknospen einsetzt.
- f) In einer Erfolgsbilanz wird deutlich, warum sich die Biomasse pro Moorfläche bei beiden untersuchten Sonnentauarten nicht unterscheiden: Trotz offensichtlich unterschiedlicher Fangmethoden (Höhenverteilung der Fangfläche, Biomasseinvestition in Fangfläche, Individualgröße, Morphologie der Fangblätter, Mikrohabitate) ist der Fangerfolg pro eigener Biomasse bei beiden Arten gleich.

Neben der Bedeutung der Beute des Sonnentaus als Mineralienquelle für das Moor wird auch die Bedeutung des Sonnentaus als Räuber

für die Beutetiere und als Nahrungslieferant für plündernde Ameisen und die Zwergzikade *Macrosteles ossiannilssoni* diskutiert.

Summary

From 1984 to 1987 a field study was made on niche segregation and mechanisms of coexistence in two sympatric species of sundew, *Drosera rotundifolia* and *D.intermedia*.

Measurements of population density, plant size and distributional pattern showed the following results:

- a) Both species are living in different microhabitats. *D.rotundifolia* grows on higher and *D.intermedia* on lower parts of the hilly ground surface.
- b) The average size of plants differed in both species. Individuals of *D.intermedia* weighed about three times as much as *D.rotundifolia*.
- c) The success of the populations in the bog, measured as plant biomass per area, was about the same for both species because *D.rotundifolia* was about three times as frequent as *D.intermedia*.

Data from other bogs confirmed that this kind of segregation in habitus and habitat is typical for coexisting populations of *D.rotundifolia* and *D.intermedia*.

Feeding experiments showed that insect prey is an important limiting factor for both species in the field. *D.intermedia* appeared to react about three times as strong as *D.rotundifolia* with respect to biomass production per added food.

Further feeding experiments indicated that a possible reason for this difference is the strong activity of ants as opportunistic predators of arthropods caught by *D.rotundifolia*. Such an activity of ants was very small in the microhabitat of *D.intermedia*. If this predatory effect is included in computing the feeding reaction, both species of sundew react to about the same extent.

A taxonomic study of the arthropod prey of both species showed:

- a) *D. rotundifolia* and *D. intermedia* catch significantly different kinds of prey. Winged insects and especially those that are known to be very good flyers (e.g. *Empididae*, *Odonata*, *Syrphidae*) are more often found on *D. intermedia*, unwinged arthropods (e.g. *Collembola*) more often on *D. rotundifolia*.
- b) Seasonal dynamics of the arthropod populations affected their share in the composition of prey.

A closer study of the microhabitats of both species of sundew yielded the following results:

- a) The soil material showed significant differences in biological, physical and chemical parameters. The microhabitat of *D. rotundifolia* is more affected by other plants and the soil is usually drier and has a higher mineral content than that of *D. intermedia*.
- b) The temperatures are more homogenous near *D. intermedia* than near *D. rotundifolia*, probably due to wetter soil.

Measurements of plant shape yielded the following results:

- a) *D. intermedia* is usually larger than *D. rotundifolia* (as mentioned above).
 - b) Starting with nearly the same shape of young leaves, *D. rotundifolia* is growing more or less isometrically, *D. intermedia* allometrically: length is growing faster than width. This results in the well-known differences in the shape of adult leaves: Those of *D. rotundifolia* are roundish while those of *D. intermedia* are elongated.
 - c) The mean angle between the leaf stem and a horizontal line is higher in *D. intermedia* than in *D. rotundifolia*. Thus leaves of *D. intermedia* are more erect than those of *D. rotundifolia*, which often lie directly on the ground.
 - d) The peduncle of *D. rotundifolia* is much longer than that of *D. intermedia*.
 - e) An analysis of photos yielded a significantly different height distribution of the prey-catching area: *D. rotundifolia* spread its traps mainly in the first two centimeters, *D. intermedia* in the region between 3 and 11 cm above the ground.
- The height distributions of the prey-catching area and the

potential prey proved to be the main causes for the partial segregation in prey.

Weather conditions (expecially the duration of sunshine) influenced the catching success in both species of sundew, but more clearly in *D.intermedia*. The species-specificity of this effect is discussed in context with the differences in the two microhabitats and with the activity of opportunistic predators like ants.

Various parameters of undisturbed individuals of both species were measured for a period of two years and subjected to a partial correlation analysis. The following results were obtained:

- a) The importance of animal prey for the fitness of both species was confirmed.
- b) Other factors may occasionally also be limiting, e.g. assimilation area and water supply.
- c) The importance of the height distribution of plants was underscored: Plants of *D.rotundifolia* showed higher fitness values in higher positions, *D.intermedia* in lower positions. Furthermore the growth characteristics of both species tended to influence the height of their own position in a corresponding direction: *D.rotundifolia* upwards and *D.intermedia* downwards.
- d) In both species negative effects of intraspecific neighbourhood were significant. Interspecific effects were not detectable.
- e) *D.rotundifolia* reproduced only by seeds, whereas *D.intermedia* also used vegetative reproduction by axillary budding.
- f) In spite of different catching methods (height distribution of catching area, plant size, morphology of leaves, microhabitats), the catching success (measured as prey per invested plant biomass) is the same in both species. This may explain why both species have the same biomass per area.

The importance of the prey of sundew as a source of minerals for bogs as its function as a food resource for ants are discussed.

Danksagung

Jürgen Jacobs sei herzlich gedankt für die hilfreiche und freundliche Betreuung der Arbeit, für sein Interesse und für die erfolgreiche Unterstützung bei der Organisation des finanziellen Backgrounds.

Bei der Korrektur der Manuskripte für die Veröffentlichungen halfen Walter Erdelen, Francis Foeckler, Hans R. Siegismund und Jockl Weikmann.

W.A. Zahlheimer überließ mir Bestandeskarten der drei einheimischen Sonnentauarten für den Raum Chiemsee.

Kurt Bauer half durch technische Beratung und durch Überwachung der Wasseranalysen.

Walter Herrmann war erfolgreich beim Aufstöbern alter Literaturquellen.

A. Buschinger von der Technischen Hochschule Darmstadt bestimmte die drei Ameisenarten.

R. Remane von der Philipps-Universität Marburg bestimmte die Zikade *Macrosteles ossiannilssoni*.

Beate Hülsen half mit Informationen und Literatur zu den moorbewohnenden Ameisen.

Zwei Studentinnen des kleinen Ökokurses 1986 verbrachten eine Nacht auf dem Moor, um den Temperaturverlauf auf der Mooroberfläche festzuhalten.

K. Moritz und Mitarbeiter sorgten für einen nie versiegenden *Drosophila*-vorrat für die Fütterversuche.

Der deutsche Wetterdienst in München lieferte sämtliche Wetterdaten.

Die Studienstiftung des Deutschen Volkes ermöglichte die Arbeit durch ein zweijähriges Stipendium.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft genehmigte eine Sachmittelbeihilfe.

Ihnen allen sei für Ihre Hilfe und Ihr Interesse an meiner Arbeit an dieser Stelle gedankt.

Ganz besonderen Dank aber schulde ich meinen Eltern und Andrea Sehnke, deren unermüdliche Unterstützung in jeglicher Hinsicht für ein Gelingen der Arbeit unabdingbar waren. Ihnen möchte ich die Dissertation widmen.

Literaturverzeichnis (einschließlich Anlage 1 und 2)

- Aletsee L (1967) Begriffliche und floristische Grundlagen zu einer pflanzengeographischen Analyse der europäischen Regenwassermoorstandorte.
Beitr Biol Pflanzen 43: 117-283
- Alexandrov VY (1964) Cytophysiological and cytoecological investigations of resistance of plant cells toward the action of high and low temperature.
The Quarterly Rev. Biol. 39: 35-77
- Amagase S (1972) Digestive enzymes in insectivorous plants. III Acid proteases in the genus *Nepenthes* and *Drosera peltata*. J Biochem (Tokyo) 72: 73-81
- Behre K (1929) Physiologische und zytologische Untersuchungen über *Drosera*. Planta 7: 208-306
- Burgeff H (1961) Mikrobiologie des Hochmoores mit besonderer Berücksichtigung der Ericaceen - Pilz - Symbiose. Stuttgart
- Büsgen M (1883) Die Bedeutung des Insektenfangs für *Drosera rotundifolia*. Bot Zeitung 41: 569-577, 585-594
- Chandler GE, Anderson JW (1975) Studies on the nutrition and growth of *Drosera* species with reference to the carnivorous habit. New Phyt 75: 129-141
- Chandler GE, Anderson JW (1976) Studies on the origin of some hydrolytic enzymes associated with the leaves and tentacles of *Drosera* species and their role in heterotrophic nutrition. New Phytol 75: 51-62
- Chauvin R (1967) Die Welt der Insekten. Kindler, München

- China W (1953) Two new species of the genus *Cyrtopeltis* (Hemiptera) associated with sundews in Western Australia. West Aust Nat 4: 1-9
- Clancy FG, Coffey MD (1977) Acid phosphatase and protease release by the insectivorous plant *Drosera rotundifolia*. Can J Bot 55: 480-488
- Darwin Ch (1875) Insectivorous plants. Murray, London
- Darwin F (1878) Experiments on the nutrition of *Drosera rotundifolia* J Linn Soc Bot 17: 17-23
- Dixon KW, Pate JS (1978) Phenology, morphology and reproductive biology of the tuberous sundew, *D. erythrorhiza* Lindl. Aust J Bot 26: 441-459
- Dixon KW, Pate JS, Bailey WJ (1980) Nitrogen nutrition of the tuberous sundew (*Drosera erythrorhiza* Lindl.) with special reference to catch of arthropod fauna by its glandular leaves. Aust J Bot 28: 283-297
- Ellenberg H (1974) Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta geobotanica IX/9: 5-97
- Firbas F (1952) Einige Berechnungen über die Ernährung der Hochmoore. Veröff Geobot Inst (Rübel) 25: 177-200
- Gieß T (1972) Vegetation und ökologie des Schwarzen Moores. Cramer, Lehre
- Gieß T, Lötschert W (1973) Untersuchungen über den Kationen-gehalt im Hochmoor. II Jahreszeitliche Veränderungen und der Einfluß der Sphagneten - Vegetation. Flora 162: 244-268
- Greb H (1957) Der Einfluß tiefer Temperaturen auf die Wasser- und Stickstoffaufnahme und ihre Bedeutung für das "Xeromorphieproblem". Planta 48: 523-563

- Harder R (1964) Vegetative Entwicklung und Blütenbildung in axenischen Kulturen der Insectivore *Drosera pygmaea*. *Planta* 63: 316-325
- Harder R, Zemlin I (1967) Förderung der Entwicklung und des Blühens von *Pinguicula lusitanica* durch Fütterung in axenischen Kulturen. *Planta* 73: 181-193
- Hegi G (1935) Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Lehmanns, München
- Heinricher E (1902) Zur Kenntnis von *Drosera*. *Z d Ferdinandeums III*, 46
- Hess D (1977) Pflanzenphysiologie. Ulmer, Stuttgart
- Hölzer A (1977) Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen im Blindenseemoor bei Schonach (Mittlerer Schwarzwald) unter besonderer Berücksichtigung des Kationengehaltes. Diss. Bot. 36.
- Jackson DI, Sweet GB (1972) Flower initiation in temperate woody plants. *Hortic Abstr* 42: 9-24
- Jacobs W, Renner M (1974) Taschenlexikon zur Biologie der Insekten. Fischer, Stuttgart
- Jacobs J (1974) Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecol* 14: 413-417
- Kaule G (1974) Die Übergangs- und Hochmoore Süddeutschlands und der Vogesen. Cramer, Lehre
- Kellermann Ch, Raumer E (1878) Vegetationsversuche an *Drosera rotundifolia*, mit und ohne Fleischfütterung. *Bot Zeitung* 36: 209-218, 225-229

- Knuth P (1898) Handbuch der Blütenbiologie II/1.
W.Engelmann, Leipzig
- Larcher W (1976) ökologie der Pflanzen. UTB, Stuttgart
- Lehninger AL (1979) Biochemie. Verlag Chemie, Weinheim, New York
- Lloyd FE (1942) The carnivorous plants. Chronica botanica,
Waltham, Mass. USA
- Lüttke L (1983) Encyclopedia of Plant Physiology, Physiological
Plant Ecology III, New Series, Vol 12 C
- Mothes K (1932) Ernährung, Struktur, Transpiration.
Biol Zentralblatt 52: H 4
- Müller K (1965) Zur Flora und Vegetation des nordwestdeutschen
Flachlandes. Schr Naturw Ver Schlesw H 36: 30-77
- Müller-Stoll WR (1947) Der Einfluß der Ernährung auf die
Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. Planta 35: H 1/2
- Naudin M (1840) Note sur les bourgeons nés sur une feuille
de *Drosera intermedia*.
Ann d Sci Nat, II ser bot 14: 14-16
- Oberdorfer E (1962) Pflanzensoziologische Exkursionsflora für
Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete.
Ulmer, Stuttgart
- Oberdorfer E (1977) Süddeutsche Pflanzengesellschaften.
Fischer, Stuttgart, New York
- Odum EP (1980) Grundlagen der ökologie. Thieme, Stuttgart,
New York
- Oosterhuis J (1927) Over de invloed van insectenfoeding op
Drosera. Dissertation, Groningen

- Overbeck F (1975) Botanisch-Geologische Moorkunde.
Wachholtz, Neumünster
- Pate JS, Dixon KW (1978) Mineral nutrition of *Drosera erythrorhiza* with special reference to its tuberous habit. Aust J Bot 26: 455-464
- Paul A, Lutz J (1941) Zur soziologisch-ökologischen Charakterisierung von Zwischenmooren.
Ber Bay Bot Ges 25:1-28
- Penman HL (1956) Weather and water in the growth of grass. In: The growth of leaves. Butterworth Publications, London
- Richter G (1982) Stoffwechselphysiologie der Pflanzen.
Thieme, Stuttgart, New York
- Ruschmann G (1914) Zur ökologie von *Pinguicula* und *Drosera*
Dissertation, Thomas & Hubert, Weida i. Th.
- Schmeil-Fitschen (1976) Flora von Deutschland und seinen angrenzenden Gebieten. Quelle & Meyer, Heidelberg
- Schmucker T, Linnemann G (1953) Handbuch der Pflanzenphysiologie
Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg Bd.II: 198-283
- Schwaar J (1977) Geologisches Jahrbuch, Reihe F, Heft 4
- Small JGC, Onraet A, Grierson DS, Reynolds G (1976) Studies on the insect free growth, development and nitrate assimilating enzymes of *Drosera aliciae* Hamet.
New Phytol 79: 127-133
- Strasburger E (1983) Lehrbuch der Botanik. Fischer, Stuttgart, New York
- Thum M (1986) Segregation of habitat and prey in two sympatric carnivorous plant species, *Drosera rotundifolia* and *Drosera intermedia*. Oecol 70: 601-605 (Anlage 2)

- Thum M (1988) The significance of carnivory for the fitness of *Drosera* in its natural habitat: I. The reaction of *Drosera intermedia* and *D. rotundifolia* to supplementary feeding. Oecol 75: 472-480 (Anlage 1)
- Tutin TG (1968) Flora europaea. University press, Cambridge
- Watson AP, Mathiessen JN, Springett BP (1982) Arthropod associates and macronutrient status of the red ink sundew (*Drosera erythrorhiza*). Aust J Ecol 7:13-22
- Wilmanns O (1978) ökologische Pflanzensoziologie. Quelle & Mayer, Heidelberg
- Wolny E (1897) Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildung. C. Winter, Heidelberg

The significance of carnivory for the fitness of *Drosera* in its natural habitat

1. The reactions of *Drosera intermedia* and *D. rotundifolia* to supplementary feeding

Martin Thum

Zoologisches Institut der Universität München, Seidlstraße 25, D-8000 München 2, Federal Republic of Germany

Summary. The effects on *Drosera intermedia* and *D. rotundifolia* of supplementary feeding with *Drosophila melanogaster* were studied in plants growing in their natural habitat. The artificial food supply was within the natural range of prey quantity. In both species supplementary feeding led to significantly higher dry weights of summer and winter plant, more leaves, more flowers, more seeds, and a larger trapping area. The dry weight of plants increased much more than the dry weight of prey added, indicating a "fertilizing effect". Thus, animal food supply is an important limiting factor in the field. The essential component of the prey is probably its mineral content. There were significant differences between the two species of sundew. In *D. rotundifolia* the effect of feeding on dry weight was smaller and plants never showed axillary budding. However the effect on the percentage of blooming plants was more than twice as strong as in *D. intermedia*. Considering only the prey actually absorbed per unit of plant biomass, both species show about the same fertilizing effect. The number of fruits per unit of biomass was about twice as large in *D. rotundifolia* as in *D. intermedia*. The reasons for these differences are discussed in the light of niche segregation with respect to habitat and range of prey.

Key words: Carnivorous plants – *Drosera* – Limiting factor – Competition – Niche segregation

More than 100 years ago the first attempts were made to estimate the importance of animal prey to carnivorous plants: Darwin (1878) and Kellermann and Raumer (1878) reared plants of *Drosera rotundifolia* taken from the field in the laboratory and were able to show that feeding meat or aphids increased the number of flowers and the total weight of seeds and winter buds. Büsgen (1883) obtained more exact results by growing plants from seed. He confirmed earlier findings and proved that the dry weight of fed plants exceeded that of unfed plants. Harder (1964) found that *Drosera pygmaea* was able to produce flowers without any preceding animal prey. Chandler and Anderson (1975), experimenting with different nutrient solutions and fed and unfed plants, suggested that the supply of nitrogen and phosphorus is the most important function of carnivory in *Drosera whittakeri* (Planch). Microelements like Mo, Cu, Zn, B, and Mn seemed to be unimportant in this context.

All these laboratory experiments, detailed as they are, have the disadvantage that they do not tell us whether the

availability of animal prey is a limiting factor in the field. They can only show that catching and digesting arthropods is a possible way for the plants to obtain minerals. The potential role of the prey in the field is as yet a matter of plausible interpretation. Quantitative data are not available. Thus, a logical step was to examine the effect of supplementary feeding on plants growing in their natural habitat. The specific aim was to quantify the role of animal prey in fitness components such as fertility, mortality, vegetative reproduction, and size of trapping area in the field.

Drosophila melanogaster proved to be a good experimental food resource because it (1) corresponds to the natural prey size of both species of sundew (Thum 1986), (2) is easy to quantify, and (3) was available in sufficient numbers.

Another aim of this study was to test whether *Drosera intermedia* and *D. rotundifolia* show species-specific differences in their response to prey. Both species may co-occur in the same bog (Paul and Lutz 1941; Oberdorfer 1977), but in the bog investigated they are found in different microhabitats: they are negatively associated, inhabiting different levels of the hummocky ground surface (Thum 1986). While *D. intermedia* prefers open and water-covered areas of mud, *D. rotundifolia* mostly grows on hillocks covered with moss, grass, and dwarfish bush (Tutin 1968). The two species catch different (though overlapping) ranges of arthropod prey species. For instance, *D. intermedia* catches flying insects more often than *D. rotundifolia*. They also differ in reproductive features: both species are known to reproduce by seed as well as by axillary budding, but *D. rotundifolia* has a longer inflorescence and its seeds are winged (Hegi 1935; Tutin 1968). Given all these differences, it is quite possible that the two species differ in their prey utilization and invest the benefits obtained by carnivory in different ways among fitness characteristics.

Materials and methods

Feeding experiments on *D. intermedia* were carried out in 1984, from 27 May, about 3 weeks after the plants in the bog had begun catching prey, to 8 September, when the first plants lost their trapping ability. An open peat flat of about 0.2 m² in the center of the bog covered only with plants of this species was divided into four test areas. The plants in one of the test areas (control, 49 plants) were not fed. The plants growing on the other three areas (A, B and C) were fed with adult *Drosophila melanogaster* in

Table 1. Experimental feeding design for *a* *Drosophila intermedia* and *b* *Drosophila rotundifolia* in the three test areas A, B, and C in the field. Column 1, date of measuring plant parameters (see Methods). *N*, total number of *Drosophila* per plant fed up to 1 week before date shown in column 1; *DW*, corresponding dry weight of the flies; %, added prey relative to average natural prey in this part of the bog

Table 1a

Date	Area A (39 plants)			Area B (42 plants)			Area C (56 plants)		
	<i>N</i>	<i>DW</i> (mg)	%	<i>N</i>	<i>DW</i> (mg)	%	<i>N</i>	<i>DW</i> (mg)	%
26.6.84	3	0.54	22	5	0.90	38	9	1.62	67
13.8.84	8	1.43	58	15	2.69	112	29	5.20	217
29.8.84	9	1.61	67	16	2.89	120	32	5.74	239
8.9.84	9	1.61	67	17	3.05	127	35	6.28	262
(total)									

Table 1b

Date	Area A (23 plants)			Area B (26 plants)			Area C (26 plants)		
	<i>N</i>	<i>DW</i>	%	<i>N</i>	<i>DW</i>	%	<i>N</i>	<i>DW</i>	%
23.7.85	5	0.90	196	8	1.43	311	16	2.86	622
7.9.85	8	1.43	311	12	2.15	467	23	4.12	896
(total)									

addition to the prey they caught by themselves ("natural prey"; Table 1a). In this part of the bog the amount of natural prey was relatively low in 1984: 2.4 mg dry weight per plant per year compared to an average of 8.3 mg for the whole bog (Thum, unpublished data). The feeding experiments were carried out within the natural range of prey quantity. The plants with the highest rate of experimental feeding received about the bog average.

The feeding experiments on *D. rotundifolia* were carried out in 1985 from 24 March to 2 September (Table 1b). The control area contained 123 plants. The distance from the experimental area to that of the other species was about 1 m.

The amount of natural prey consumed by *D. rotundifolia* in 1985 around the test areas was much less (0.46 mg/plant) than that of *D. intermedia* (2.4 mg/plant, see above). Since the plants should receive food within their natural range of food quantity and also show reactions comparable to that of *D. intermedia*, the maximum amount of *Drosophila* given to *D. rotundifolia* was chosen to be about two-thirds of that given to *D. intermedia* (4.12 vs. 6.28 mg/plant, see Table 1). This exceeded the average amount for *D. rotundifolia* in this bog, but was still within their natural range of food quantity.

The plants were fed by killing the flies (dry weight $0.179 \text{ mg} \pm 0.068$ (SD) per animal) with ether and placing them on the plants with tweezers after letting the ether evaporate. In order to avoid a size-dependent bias, each plant in a given test area was given the same number of flies, irrespective of size.

In order to quantify the reactions of the plants and to allow a comparison between *D. intermedia* and *D. rotundifolia*, the following data were obtained for each species (date of measuring in parentheses for first *D. intermedia* and second *D. rotundifolia*):

1. Number of trapping leaves (13 August 1984; 23 July 1985)
2. Rosette radius (13 August; 23 July),
3. Total trapping area of the plant (13 August; 23 July),
4. Dry weight of the summer plant (13 August; 23 July),
5. Percentage plants in bloom (29 August; 21 August),
6. Number of fruit per plant (29 August; 21 August),
7. Number of seeds per plant (29 August; 21 August),
8. Average weight of seeds (29 August; 21 August),
9. Dry weight of winter bud (13 November; 2 October),
10. Frequency of axillary budding, derived from the number of new plants in the following year (1 May 1985; 24 April 1986).

To assess the effects of extra food, regression analysis was used. The independent variable was the cumulative dry weight of *Drosophila* fed up to 1 week before measuring the plant, since the plants would take some days to digest and make use of the prey. The dependent variable was the relevant plant parameter.

The *trapping area* of a leaf was defined as the product of its length and width, both measured as the distance between the heads of the most projecting tentacles. This is only an approximation to the real area because (1) leaf and tentacles are vaulted and hence three-dimensional, (2) the leaf perimeter is elliptical or roundish rather than rectangular and (3) the effective size of the trapping area is different for different types and sizes of prey (e.g. small mites may be able to walk uninjured between the tentacles). In spite of these methodological limitations, the measurement is considered to be a reasonable and sufficient estimate for comparing plants of two very similar species in the same habitat.

For *D. intermedia* parameters 1, 2, 3, and 4 were measured on 9–10 randomly harvested plants per test area. The other parameters were measured on all plants growing on the test areas, or on about 100 randomly chosen individuals.

For *D. rotundifolia* dry weight and trapping area were not measured directly but computed from calibration curves obtained from plants near the test areas. The advantage of this method is that the plants on the test areas were left intact for later measurements and that all experimental plants could be included in the calculations.

The calibration curves were obtained by regression. The product of the number of leaves (*L*) times the rosette radius (*R*) was the independent variable, and dry weight or trapping area was the dependent variable. Pearson's correlation coefficient (*r*) between (*L* × *R*) and the trapping area was 0.97 (*N* = 32), and the mean deviation between real and computed values was 14.7%. The correlation coefficient between (*L* × *R*) and the dry weight of plants without fruit was 0.89 (*N* = 32). The mean dry weight per fruit at the time of measuring ($2.22 \text{ mg} \pm 0.45 \text{ mg}$ (SD)) was added to the values obtained from the calibration line. With a mean deviation between real and computed values of 32.9% the method was considered adequate for a reasonable estimate of the effects of feeding.

For both species the dry weight of the winter bud was computed from their diameter using calibration lines with the following equations:

$DW = 0.0205 \times D^3 + 1.72$ (*D. intermedia*, $N = 27$),

$DW = 0.1043 \times D^3 + 0.3672$ (*D. rotundifolia*, $N = 25$),

where DW = dry weight of the winter bud (mg), and D = its diameter (mm). The mean deviations between real and computed values were 12.0% (*D.i.*) and 15.8% (*D.r.*), respectively.

Results

The effects of supplementary feeding on D. intermedia

The effects of supplementary feeding on the plant parameters tested are shown in Table 2a. Figure 1 shows the effects on parameters of immediate relevance for the fitness of the plants: dry weight of summer plants, percentage of blooming plants, seeds per blooming plant and frequency of axillary budding. All linear regressions are significantly different from zero with $P < 0.001$ except percentage of blooming plants ($P < 0.05$) and formation of new rosettes ($P = 0.06$). The effect on the latter parameter is obviously nonlinear (Fig. 1d). A logarithmic function fits the data better:

$$Y = 5.2 \times e^{0.31 \times X} \quad (P < 0.05)$$

where Y = reaction (%), X = food (mg) and e = base of natural logarithms. Thus the positive influence of food on the rate of vegetative reproduction seems to be proved. Possible reasons for a nonlinear effect are discussed below.

Supplementary food did not affect the mean dry weight of seeds or the length of the active period. All plants lost their ability to catch prey at about the same time (end of August). Since none of the experimental plants died in 1984, the effect of feeding on survival could not be tested. Budding from leaves, another possible way of vegetative reproduction (Lloyd 1942), was not observed.

Assuming that the relationship is linear, the regression coefficients given in Table 2 show how much the plants reacted, on average, per mg of added food. For instance, feeding 1 mg dry weight of *Drosophila* would produce an increase of 0.8 leaves, 26 seeds and 6.5 mg dry weight of the summer plant. The latter value indicates an important fertilizing effect: the increase of biomass produced by the plants was a multiple of the added prey.

A similar fertilizing effect was also found for the dry weight of winter buds, but it was much smaller (2.5 mg per mg of added food). Perhaps only a fraction of the substances extracted from the prey is utilized for making the buds, or the concentration of nutrients may be higher in winter buds than in summer plants.

Two of the plant characteristics shown in Fig. 1 have a direct influence on the reproductive fitness of the plants. Supplementary prey increased both fecundity of the individual plants as expressed by seed production and vegetative reproduction by new rosettes. The latter is apparently linked to the dry weight of the summer plants (see Discussion).

Factor Q in the last column of Table 2 indicates by how much the average characteristics of the best-fed plants exceeded those of the unfed controls. These values are only given if the means are significantly different (t test). If a test was not possible (percentages), the Q value is given in parentheses.

It is interesting to note that the strong increase in the

number of seeds per plant ($Q = 3.5$) is more due to an increase in the number of fruits per plant (= flowers per plant since every flower produced a fruit) than in the number of seeds per fruit (Q values: 2.4 vs. 1.5). The first Q value is not exactly the product of the two latter values, because in this case only the blooming plants were considered. Similarly, the increase in the percentage of blooming plants has a smaller effect on seed production than the increase in the number of seeds per blooming plant (Q -values: 1.6 vs. 2.1).

The effects of supplementary feeding on D. rotundifolia

Table 2b and Fig. 2 contain the corresponding results of *D. rotundifolia*. Most parameters show a significant regression with feeding ($P < 0.001$ or $= 0.05$). For the mean dry weight of seeds, the number of seeds per fruit, survival, and the length of the vegetative period the relationship was not significant.

No axillary budding was observed, even in the best-fed plants. This is surprising because *D. rotundifolia* is known to be able to reproduce this way (Hegi 1935). As in *D. intermedia*, budding from leaves was not observed.

The high Q values of all characteristics related to seed production are partially explained by the fact that only 1 out of 125 unfed plants produced flowers in 1985. In 1986 3 plants of this group were flowering, in which case the Q values would have been about one-third of the values given. The Q values are still very high, indicating a strong effect of feeding on seed production in this species.

The Q value for dry weight of the whole plant (5.0) is much higher than that for the trapping area (2.9). This is probably a result of the tremendous increase in seed production: only part of the increase in biomass is invested in new leaves and therefore in trapping area, while an important fraction goes into fruit and seeds.

Two examples demonstrating the importance of prey for the fitness of the plants, biomass (dry weight) and percentage of blooming plants are shown in Fig. 2. For dry weight, as for all other regressions except the percentage of blooming plants, the assumption of linearity produced the best fit. For the percentage of blooming plants a logarithmic function fits the data better (Fig. 2b):

$$Y = 1.49 \times e^{0.89 \times X}$$

where Y = reaction (%), X = food (mg) and e = base of natural logarithms. This curve has the advantage that it does not cross the abscissa (0% of blooming plants), while the correlation coefficient ($r = 0.92$) is not greater than the linear one ($r = 0.91$).

Comparison between D. rotundifolia and D. intermedia

To compare the effects of prey supplementation on *D. rotundifolia* and *D. intermedia* the slopes of the linear regressions of the various parameters measured on food supply were tested for significant differences (t test, * in Table 2a). For the percentage of budding no test was necessary because *D. rotundifolia* did not bud at all, while *D. intermedia* showed a significant effect. The most important differences are:

1. The plants of *D. intermedia* were generally much larger than those of *D. rotundifolia* and the effect of adding food

Table 2. Linear regressions of plant parameters on total food added. X , dry weight of *Drosophila* (mg) fed in areas A, B, C (Table 1) and control, Y Parameters for a *D. intermedia* and b *D. rotundifolia*; N , size of sample; r , correlation coefficient. Q shows how many times the mean of the best-fed plants (test area C) exceeds that of the unfed controls. *, the slope of the regression is significantly different for *D. intermedia* and *D. rotundifolia*. For the percentage of axillary budding see text

Table 2 a

Plant parameters correlated with added food	N	r	P	Linear regression	Q
Number of active leaves	38	0.51	<0.001	$Y = 5.54 + 0.81 X$	1.5
Rosette radius (cm)	38	0.49	<0.001	$Y = 1.83 + 0.27 X$	1.6
Trapping area (mm ²)	38	0.53	<0.001	$Y = 205 + 89 X$	2.7
Dry weight of summer plant (mg)	38	0.52	<0.001	$Y = 10.3 + 6.5 X^*$	3.5
% blooming plants	4	0.93	<0.05	$Y = 49.6 + 4.97 X^*$	(1.6)
Dry weight per seed (mg)	643	0.03	—	($Y = 22.1 + 0.06 X$)	—
Seeds per fruit	120	0.34	<0.001	$Y = 31.5 + 2.84 X$	1.5
Fruit per plant	189	0.35	<0.001	$Y = 1.63 + 0.41 X$	2.4
Seeds per plant	189	0.47	<0.001	$Y = 42 + 26 X$	3.5
Seeds per blooming plant	120	0.54	<0.001	$Y = 95 + 26 X$	2.1
Dry weight of winter bud (mg)	95	0.63	<0.001	$Y = 7.12 + 2.5 X^*$	3.6
% axillary budding	4	0.91	<0.06	($Y = 0.5 + 6.6 X$) [*]	(6.2)

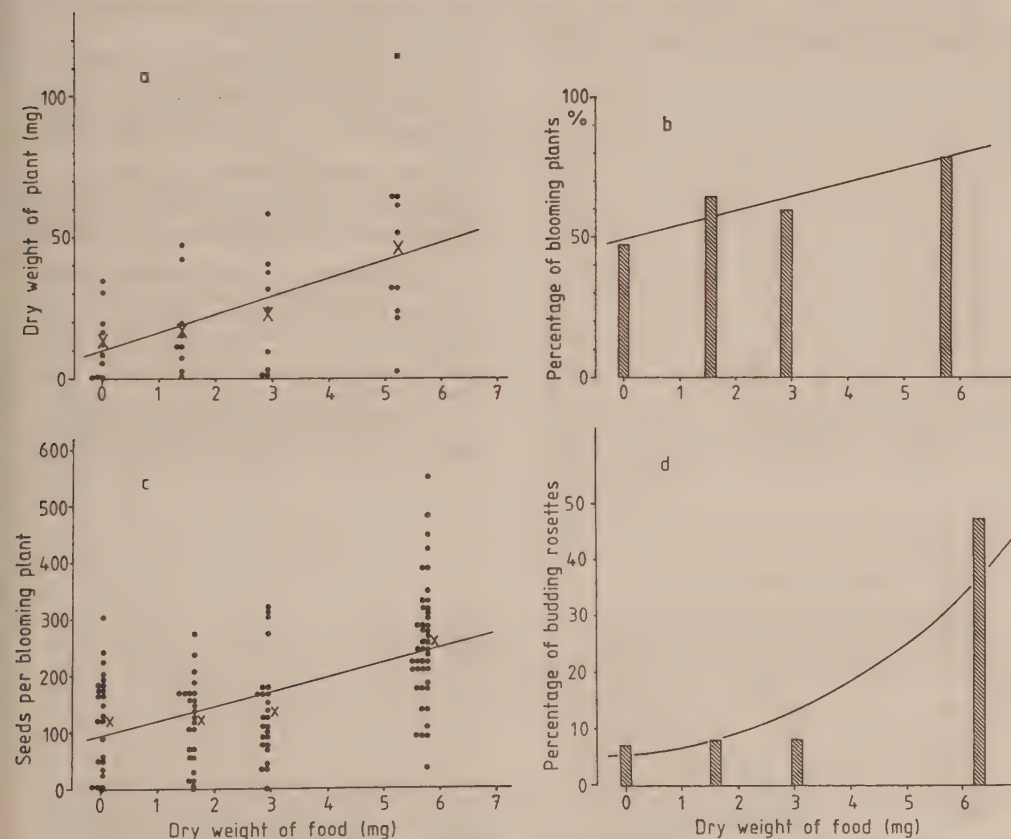


Fig. 1a-d. Effects of supplementary feeding on *Drosera intermedia* in its natural environment. The *abscissa* shows the dry weight of *Drosophila* fed in addition to the natural prey, the *ordinate* the effects on the plants. X, mean values of dry weight and number of seeds per plant

Table 2 b

Plant parameters correlated with added food	N	r	P	Linear regression	Q
Number of active leaves	98	0.49	<0.001	$Y = 3.18 + 0.57 X$	1.5
Rosette radius (cm)	98	0.53	<0.001	$Y = 1.32 + 0.29 X$	1.6
Trapping area (mm ²)	98	0.57	<0.001	$Y = 178 + 118 X$	2.9
Dry weight of summer plant (mg)	98	0.54	<0.001	$Y = 1.2 + 2.9 X$	5.0
% blooming plants	4	0.92	<0.05	$Y = -4.6 + 12.5 X$	(68)
Dry weight per seed (mg)	589	0.01	—	$(Y = 9.2 + 0.03 X)$	—
Seeds per fruit	19	0.02	—	$(Y = 46 + 0.29 X)$	—
Fruits per plant	200	0.52	<0.001	$Y = -0.05 + 0.42 X$	98
Seeds per plant	200	0.50	<0.001	$Y = -2.3 + 19.1 X$	192
Seeds per blooming plant	19	0.24	—	$(Y = 114 + 21 X)$	—
Dry weight of winter bud (mg)	77	0.62	<0.001	$Y = 0.64 + 0.60 X$	4.5

on the production of summer plant biomass was about twice as big in *D. intermedia*. For winterbuds, the difference is fourfold.

2. The percentage of blooming plants is generally much higher in *D. intermedia* than in *D. rotundifolia* but the feed-

ing effect is more than twice as strong in *D. rotundifolia* as in *D. intermedia*.

3. In *D. intermedia* feeding produced a measurable effect on the frequency of budding rosettes.

Thus the two species evidently partitioned the benefits obtained from added prey differently between the two modes of reproduction: *D. rotundifolia* invested a higher proportion than *D. intermedia* in seeds and none in budding, while *D. intermedia* invested both in seeds and vegetative budding.

The high percentage of budding in *D. intermedia* suggests that many of the dense groups of plants typical of this species (Tutin 1968) may be clones derived from single individuals, especially if they are growing in profitable localities.

It would be interesting to know whether the increased number of fruits found in both species was a direct effect of the added food or a more indirect effect via plant size. Feeding might have increased plant biomass, and the number of fruits could have been a function of plant size. Figure 3 shows the regressions of fruit number on plant biomass for both species. All feeding levels are included. No plant under 10 mg dry weight produced any flowers. This apparent threshold is similar in both species and supports the idea of biomass-dependent fruit production. How-

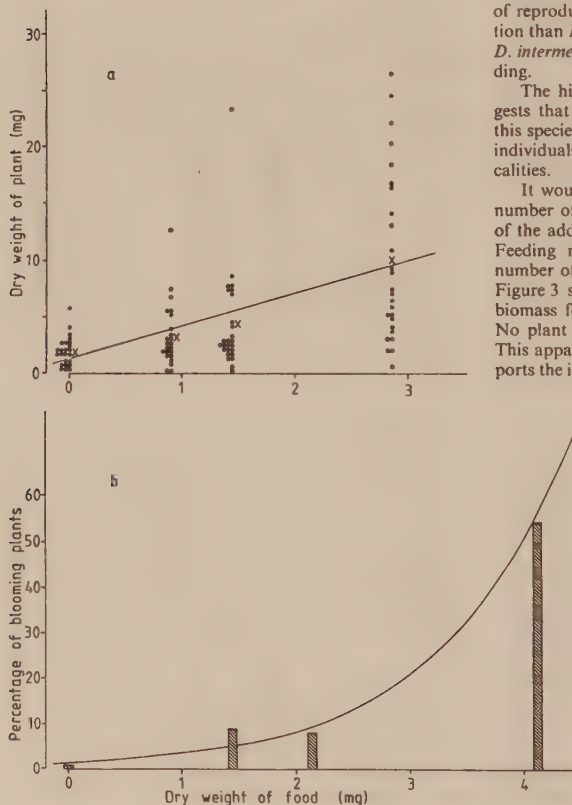


Fig. 2a, b. Two examples of effects of supplementary feeding on *Drosera rotundifolia*. The abscissa shows the dry weight of *Droserophila* fed in addition to the natural prey, the ordinate the effects on the plants. X, mean values of dry weight per plant (see text)

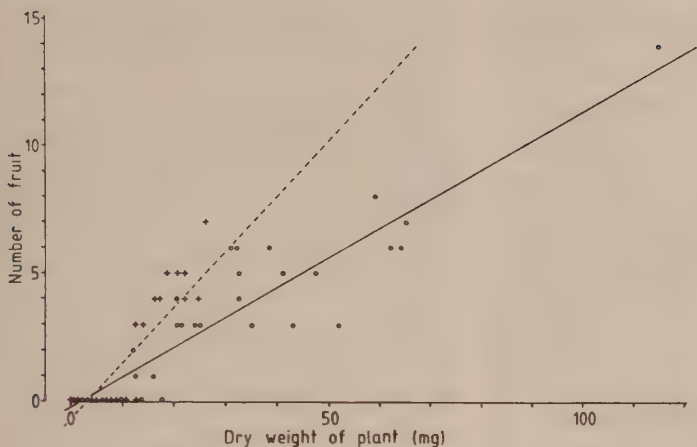


Fig. 3. Linear regression of fruit number on dry weight of plants. Circles and full line, *Drosera intermedia*; crosses and dashed line, *Drosera rotundifolia*. Many plants with no fruit (14 *D.i.*, 88 *D.r.*) have been omitted for lack of space, but are included in the calculation of regression lines

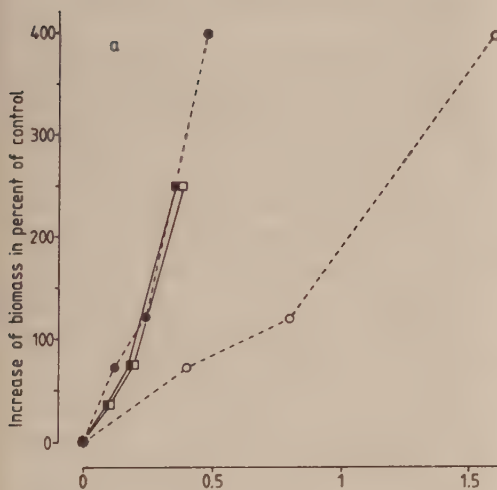
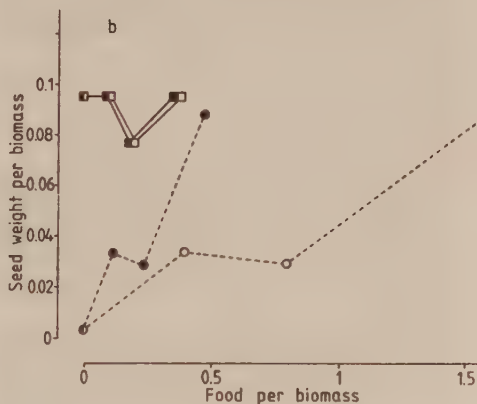


Fig. 4. Effects on *Drosera intermedia* (squares and full lines) and *Drosera rotundifolia* (circles and dashed lines) of supplementary feeding. The abscissa shows supplementary food per unit plant biomass of control (average dry weight of unfed plants). Open symbols, actual amount of added food. Solid symbols, amount of food utilized (95% for *D.i.*; 29% for *D.r.*; for details see text). All values have been calculated on the basis of dry weight



ever, the slopes of the regression lines are quite different ($P < 0.001$, t test). Since the number of seeds per fruit is almost the same for both species in the plants in the test areas (*D.i.*: 40.0 ± 19.6 (SD); *D.r.*: 46.9 ± 23.1), the number of fruits is a good index of the number of seeds. Thus, comparing plants of equal dry weight, *D. rotundifolia* pro-

duced about twice as many seeds per unit biomass as did *D. intermedia*. However, the seeds of *D. intermedia* are twice as big as those of *D. rotundifolia* (*D.i.*: $22.1 \mu\text{g} \pm 8.5$ (SD); *D.r.*: $9.3 \mu\text{g} \pm 4.6$). Therefore, in total biomass terms, the species showed similar reactions.

As the plants of *D. rotundifolia* in this bog are significantly smaller than those of *D. intermedia*, it was of interest to test whether some of the differences between the species could have been caused by the different amounts of supplementary food per unit plant biomass. *D. rotundifolia* received less *Drosophila* per plant, but more per unit dry weight than *D. intermedia*.

Figure 4 (open symbols) shows the increase of plant biomass and seed biomass as a function of food given per

unit plant biomass. On this basis *D. intermedia* does better than *D. rotundifolia*, making relatively more plant biomass and more seed biomass. There is another important difference: *D. intermedia* does not change the fraction of biomass invested in seeds when more food is offered whereas in *D. rotundifolia* this fraction is significantly increased.

These conclusions are based on the assumption that both species utilize the same fraction of the offered food. Recent experiments near the test site have shown that this may not be true. In *D. intermedia* 95% of added flies remained on the plants for more than 24 h, while in *D. rotundifolia* this figure was 29% (M. Thum, unpublished data: for possible reasons see Discussion). If some flies are removed by predators (see Discussion) within a few hours and only those flies that stay on the plants for more than 24 hours are utilized (and the results of 1987 experiments also apply to the feeding experiments of 1984 and 1985), both species would produce about the same plant biomass per relative amount of food (Fig. 4a, black symbols). With respect to the production of seed biomass, *D. rotundifolia* remains inferior to *D. intermedia* except at the highest rate of feeding (Fig. 4b).

One explanation for this difference in seed production could be that although the potential maximum may be equal for both species, the unfed plants of *D. rotundifolia* were much farther away from this maximum. As shown in Fig. 3, most of the unfed plants were clearly below the threshold assumed to be necessary for producing seeds. Nevertheless, while the seeds of *D. intermedia* are about twice as heavy as those of *D. rotundifolia* (see above), the maximum number of seeds produced by *D. rotundifolia* is about twice as high as in *D. intermedia*.

Discussion

Reactions to feeding

The experiments have shown that the amount of animal food caught by *D. intermedia* and *D. rotundifolia* has profound effects on the fitness of plants growing in their natural habitat. More food means more biomass, trapping area, fruit, and seeds. Since the manipulated food densities were within the range normally occurring in the study area, it is concluded that arthropods are an important limiting factor in the field.

In order to appreciate the influence of prey density it has to be emphasized that only a part of the prey is digested by the plants. Dixon et al. (1980) showed in laboratory experiments with radioactive-labelled nitrogen that only about 76% of the nitrogen content of *Drosophila melanogaster* was absorbed by *Drosera erythrorhiza*. The rest was found in the remaining chitinous carcass. Furthermore, digestion and absorption of prey in the field may be disturbed by opportunistic predators or rain. This also applies to the fruit flies added in the experiments, as noted before. For these reasons the quantitative effect of the supplementary prey, taking actual absorption into account, especially in *D. rotundifolia*, may have been appreciably higher than the values calculated per mg dry weight of *Drosophila* (Fig. 4).

Since the plants were fed in addition to what they caught themselves, it is unknown what they would have achieved without any prey. Attempts to shield plants from catching prey in their natural setting introduced too many artifacts to yield meaningful results. Another possibility to answer

this question would be to extrapolate from the real data to 0 mg total prey, assuming that without supplementary food, the average amount of prey caught is typical for plants in this area (2.4 mg for *D. intermedia*, 0.46 mg for *D. rotundifolia*). Such extrapolation, with linear regressions, shows that plants of both species catching no prey would always have negative biomass values: they could not exist. This result may seem impressive at first glance, but it also suggests that linear extrapolation may be unrealistic. The standard deviations of the means are too high to tell which type of regression should be used for the biologically most meaningful extrapolation. In *D. intermedia* there is some evidence for exponential relationships: the average values of the best-fed plants were always above, those of the intermediate-fed plants always below the regression lines. The underlying reasons could be synergistic effects: supplementary feeding increased the trapping area (see Table 2) and therefore fed plants may also have caught more prey. The crucial importance of the trapping area of this species for success in prey capture in the field will be shown in a forthcoming publication. In *D. rotundifolia* there was only spurious evidence for such an effect.

While the experiments suggest that arthropod prey is an important limiting factor under natural conditions, the question remains: What is the immediate cause of this limitation?

Supply of energy cannot be the limiting factor: *D. intermedia* received about 77% of the full sunlight because of its open microhabitat, *D. rotundifolia* 67% (Thum, unpublished data). Furthermore Chandler and Anderson (1975) have shown that *Drosera whittakeri* did not use insects as a heterotrophic carbon source even if grown at very low light intensities. Another argument against the energy content of insects as a limiting factor is the striking fertilizing effect which suggests that the mineral content could be the critical part of the prey. Watson et al. (1982) showed in field observations that the natural prey of *Drosera erythrorhiza* in Australia is sufficient to supply 100% of the nitrogen and phosphorus pool of the plant. Another important result of this study was that the body of the prey (in this case mostly the collembolan *Hypogastruris vernalis*) contained about 5–8 times more nitrogen and phosphorus per unit dry weight than the plant (nitrogen content of *Hypogastruris*: 10% of dry weight, *Drosera*: 1.2% to 2% in different parts of the plant; phosphorus content of *H.e.*: 1% of dry weight, *D.e.*: 0.14% to 0.21%). The values for *Drosophila melanogaster* and *Drosera intermedia* or *D. rotundifolia* are probably comparable. This would agree very well with the fact that 1 mg dry weight of *Drosophila* added to *D. intermedia* produced about 6.5 mg more plant dry weight. Although the Australian situation is different in that *D. erythrorhiza* lives in a dry environment and catches different types of prey, the principal problem appears to be the same: mineral deficiency in the soil (Lloyd 1942; GieB 1972; Watson et al. 1982).

About 30 days after the beginning of feeding, fed plants of both species seemed less reddish than untreated plants. This may be evidence that nitrogen was the critical limiting factor in the locality studied: plants lacking nitrogen catabolise chlorophyll and synthesize more carotenoids (Richter 1982). Darwin (1878) and Büsgen (1883) long ago observed the same phenomenon in the laboratory.

Nitrogen deficiency is also indicated by the fact that near the test areas the plants of *D. intermedia* were generally

more reddish than most plants of this species in the bog. As noted in the beginning, the capture rate in the test area was well below the bog average.

Comparison between *Drosera intermedia* and *D. rotundifolia*

A noticeable difference between the biomass reaction of the two species was that the quantitative effect on *D. rotundifolia* was only about half that on *D. intermedia* per mg of added prey (Figs. 1a and 2a, Table 2). As already mentioned, a possible reason for this may be a different efficiency of food utilization:

1. Food given to *D. rotundifolia* was apparently taken away more easily by opportunistic predators such as ants, beetles or spiders. The plants are not surrounded by water as is typical for *D. intermedia* (see below) so that predators may reach them more easily. Also, *D. rotundifolia* might be less able to retain its prey because its leaves tend to be spread out on the ground. As a consequence, the plants might have actually digested less prey than originally fed. This argument is supported by the experiment mentioned above which showed that *D. rotundifolia* lost a much higher percentage of the added food than *D. intermedia*.

2. Bigger plants may be generally more effective in digesting prey because their bigger leaves can wrap around the prey better. The average dry weight of the tested plants of *D. intermedia* was about 5 times higher than that of *D. rotundifolia* ($25.8 \text{ mg} \pm 4.0 \text{ (SE)}$ vs. $5.1 \text{ mg} \pm 0.6$). Since *D. rotundifolia* is known to grow as big as or even bigger than *D. intermedia*, the observed effect would not necessarily be species-specific, but may be due to the specific conditions prevailing in this bog.

3. The elongated leaves of *D. intermedia* may be better adapted for enclosing larger prey items than the roundish ones of *D. rotundifolia*, permitting a more efficient digestion.

The different growth reactions could also be due to different mineral levels needed by the plants: *D. rotundifolia* may have to cope with a bigger loss of minerals, because it has to grow fast in order to keep pace with surrounding *Sphagnum* (see below). The lower parts of the plant die and the minerals contained in them are lost. In *D. intermedia* this loss may be smaller.

The species of sundew in this bog preferred different methods of reproduction. While *D. intermedia* produced seeds as well as axillary buds, *D. rotundifolia* was only observed reproducing by seed. Considering that the amount of food given to *D. rotundifolia* in the experiments was quite substantial and clearly above the average for the bog, it seems likely that reproduction by axillary buds is rarely or never used by this species in this bog. On the contrast even the best-fed plants of *D. intermedia* did not obtain the average amount of prey of this species in this bog and yet they showed about 50% budding plants. This implies that vegetative reproduction is often used by *D. intermedia* in this bog.

The idea that reproduction by seed may be more important for *D. rotundifolia* than for *D. intermedia* is also emphasized by the fact that it produced more fruit per unit biomass than *D. intermedia* (see Fig. 3), and that adding food increased the percentage of blooming plants to a greater degree.

In discussing the reasons for these differences in reproduction one has to consider advantages and disadvantages of both modes:

1. Axillary budding is advantageous because all the invested biomass is present in the new plant. The mother plant avoids the risk of seeds not germinating or seedlings dying. Seedlings of *D. intermedia* may be covered by water all year round preventing carnivory altogether. The obvious disadvantage of budding is that the new plants are located close to the mother plant so that they may compete with each other for prey and soil, at least initially.

2. Reproduction by seed has the advantage that it enables new plants to colonize new and distant places, but most of the invested biomass, and hence also minerals, will be lost because only few seeds will germinate, only few seedlings will survive, and only a part of the fruit will form the new plant.

Some of the reasons why the two species differ in their way of reproduction may be found in their microhabitats. As already mentioned, *D. rotundifolia* grows on hillocks covered with *Sphagnum* and other plants. *Sphagnum* may shoot up very fast (Overbeck 1975), so that plants growing on hillocks are in danger of being overgrown and cut off from light. This is a problem especially for small plants such as *D. rotundifolia*. As a consequence the plants have to invest a considerable amount of biomass and energy into stem growth in order to keep pace with *Sphagnum*. This could be a reason why *D. rotundifolia* does not reach the level of biomass assumed to be necessary for budding (see below).

In contrast to that *D. intermedia* grows mostly in open and water-covered areas of mud with few competing species around. In such a habitat fast stem growth to keep pace with other plants should be less important and therefore *D. intermedia* may invest less biomass into it.

On the other hand stem growth may have a different function in *D. intermedia*. Because there are nearly no other plants nearby, except those of the same species, fast-growing individuals may soon tip over and grow away from their original location as though with a rhizome. Thus competition between the descendants of a budding plant may be reduced and budding becomes an advantageous alternative to seed production in this species.

However, stem growth to avoid being cut off from light as in *D. rotundifolia* should be more important, and therefore worth investing more resources in, than stem growth merely to avoid intraspecific competition as in *D. intermedia*.

Because of the dense vegetation surrounding it *D. rotundifolia* cannot avoid competition with descendants very close to it by this means. That may be another reason why *D. rotundifolia* apparently does not use axillary budding in this bog.

The mechanism by which plants "decide" to make buds or not may be found in their overall size. Only one plant of *D. intermedia* under 40 mg of dry weight budded. No *D. rotundifolia* was more than 30 mg dry weight (compare Fig. 3). Assuming that both species are generally able to make buds, it seems possible that there is a minimum threshold biomass, around 20–30 mg dry weight, a threshold which just was not reached by *D. rotundifolia*. The observation that only the best-fed plants of *D. intermedia*

showed a higher percentage of budding suggests that in addition to a biomass threshold, an ample food supply is also necessary for budding.

The higher seed production of *D. rotundifolia* may compensate for its lack of budding: taking total biomass as a measure, both species are equally successful in this bog (Thum 1986).

In this context it is interesting to note that *D. rotundifolia* may be more of a "dispersal plant" than *D. intermedia*. As already mentioned, it has much lighter seeds and the seed shape seems adapted to dispersal by wind. The testa is elongated and spindle-shaped, whereas that of *D. intermedia* is roundish and without any outgrowths (Tutin 1968).

The plants fed in 1984 and 1985 will be tracked for several years to see whether a 1-year feeding bonus may be transferred via successive generations of winter buds.

Acknowledgements. I am very grateful to Jürgen Jacobs for his friendly and helpful supervision, K. Moritz for supplying *Drosophila*, W. Herrmann for supporting me in search of literature, and F. Fockler, W. Erdelen, H.R. Siegmund and an anonymous reviewer for correcting the manuscript. Last but not least I am very indebted to Andrea Sehnke for helping me a lot with everything. This work has been supported by the Studienstiftung des Deutschen Volkes.

References

- Büsgen M (1883) Die Bedeutung des Insektenfangs für *Drosera rotundifolia*. Bot Zeitung 41: 569–577, 585–594
- Chandler GE, Anderson JW (1975) Studies on the nutrition and growth of *Drosera* species with reference to the carnivorous habit. New Phytol 75:129–141
- Darwin F (1878) Experiments on the nutrition of *Drosera rotundifolia*. J Linn Soc Bot (London) 17:17–23
- Dixon KW, Pate JS, Bailey WJ (1980) Nitrogen nutrition of the tuberous sundew (*Drosera erythrorhiza* (Lindl.) with special reference to catch of arthropod fauna by its glandular leaves. Aust J Bot 28:283–297
- Gieß T (1972) Vegetation und Ökologie des Schwarzen Moores. Cramer, Lehre
- Harder R (1964) Vegetative Entwicklung und Blütenbildung in axenischen Kulturen der Insectivore *Drosera pygmaea*. Planta 63:316–325
- Hegi G (1935) Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Lehmanns, München
- Kellermann Ch, Raumer E (1878) Vegetationsversuche an *Drosera rotundifolia*, mit und ohne Fleischfütterung. Bot Zeitung 36:209–218, 225–229
- Lloyd FE (1942) The carnivorous plants. Chronica botanica, Walham, Mass, USA
- Oberdorfer E (1977) Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Fischer, Stuttgart New York
- Overbeck F (1975) Botanisch-Geologische Moorkunde. Wachholtz, Neumünster
- Paul A, Lutz J (1941) Zur soziologisch-ökologischen Charakterisierung von Zwischenmooren. Ber Bay Bot Ges 25:1–28
- Richter G (1982) Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. Thieme, Stuttgart New York
- Thum M (1986) Segregation of habitat and prey in two sympatric carnivorous plant species, *Drosera rotundifolia* and *Drosera intermedia*. Oecologia (Berlin) 70:601–605
- Tutin TG (1968) Flora europaea. Cambridge University Press, Cambridge
- Watson AP, Mathiessen JN, Springett BP (1982) Arthropod associations and macronutrient status of the red ink sundew (*Drosera erythrorhiza*). Aust J Ecol 7:13–22

Received October 10, 1987

Segregation of habitat and prey in two sympatric carnivorous plant species, *Drosera rotundifolia* and *Drosera intermedia*

M. Thum

Zoologisches Institut, Universität München, Seidlstr. 25, D-8000 München 2, Federal Republic of Germany

Summary. In 1984 a quantitative field study was made on two sympatric species of sundew, *Drosera rotundifolia* and *Drosera intermedia*, growing in a small silting-up bog in southern Germany. Both species differ in individual size and abundance but have nearly the same total biomass. Their association along a transect was strongly negative and also the vertical distribution was quite different. *D. rotundifolia* grows in significantly higher parts of the bog than *D. intermedia*. The composition of arthropod prey fauna proved to be markedly different in both species. For instance, Collembola were found more frequently on *D. rotundifolia*, winged insects on *D. intermedia*. The reasons for these differences are probably different microhabitats and different shapes of the plants. Seasonal dynamics of the arthropod populations affect their share in the composition of prey.

Key words: *Drosera* – Competition – Food niches – Carnivorous plants – Niche segregation

The exceptional biology of sundew has often attracted the attention of biologists. Most publications are dealing with its physiology, anatomy and biochemistry, especially in context with carnivory. The importance of carnivory for the fitness of sundew has been tested more than hundred years ago in laboratory experiments (Kellermann and Raumer 1878; Darwin 1878; Büsgen 1883), which showed that artificial feeding produces an increase in seed number and dry weight of the plants. For a list of early references see Lloyd (1942). Apart from some studies on Australian species (especially *D. erythrorhiza* Lindl.) dealing with the dependence of catch success on rainfall (Dixon et al. 1980), composition of prey (Dixon et al. 1980; Watson et al. 1982), balance of mineral nutrients (Watson et al. 1982; Pate and Dixon 1978; Chandler and Anderson 1976), biochemistry of digestion (Chandler and Anderson 1975), and the general biology (Dixon and Pate 1978), virtually no attempts have been made to answer ecological questions by field investigations.

This report presents parts of the results of an extensive field study on niche segregation and the natural role of carnivory in *Drosera*.

The study was carried out in a small silting-up bog near the Chiemsee in Southern Bavaria (Germany). The bog (area ca. 12,000 qm) is surrounded by spruce forest. It is part of an important nature reserve area (Kaule 1974). In

this bog all three Central-European species of sundew (*Drosera rotundifolia*, *D. intermedia*, *D. anglica*) cooccur. *D. anglica* proved to be much rarer than the other species (about 0.5%), therefore the report will be restricted to *D. intermedia* and *D. rotundifolia*. Since *D. intermedia* and *D. rotundifolia* are usually considered to be associated with different plant communities of the bog (Paul and Lutz 1941; Oberdorfer 1977), it seemed to be of interest (a) to quantify the distribution of both species and (b) to see whether the different distribution affects the composition of their natural prey.

Notes on the biology

As most carnivorous plants, *Drosera* lives where the soil is poor in nutrients (Wolny 1897). The middle-European species are perennial and grow almost exclusively on bogs (Schmeil-Fitschen 1976; Ellenberg 1974; Oberdorfer 1962). The active period lasts from April to October. In autumn the plants lose their glandular leaves and winter as little green frost-resistant winterbuds. They open in April or May of the following year and grow to form the new plant rosette. Reproduction is by seeds, vegetative leave buds and splitting-up rosettes (Lloyd 1942). Most of the flowers are autogamous, many even cleistogamous (Knuth 1898), implying a considerable amount of inbreeding.

D. intermedia and *D. rotundifolia* differ in their morphology: The leaves of *D. rotundifolia* are roundish and mostly lie flat on the ground, whereas the leaves of *D. intermedia* are elongated and inclined or almost erect (Tutin 1964).

D. rotundifolia grows especially in higher and dryer parts of the bog surface (mostly associated with *Sphagnum* moss), *D. intermedia* in lower and damper parts, often on open and water-covered areas of mud (Hegi 1935; Tutin 1964). Both species may cooccur (Paul and Lutz 1941).

Methods

Density, biomass and aggregation

To measure the densities of the two populations, a representative transect was laid across the bog. It was 270 m long and 4 cm wide, and was subdivided in 2700 10 × 4 cm sections ("test areas"). In each test area, all individuals (rosette centers) of both species were counted.

To determine the biomass, individuals of both species were collected at random during the middle of the vegeta-

tion period (August), dried at 60° C and weighed. The biomass of the population was calculated by multiplying the average dry weight with the number of individuals in the transect, and extrapolating to the total area of the bog.

To test for aggregation, the following index was used:

$$A = (s^2 - x) / (s^2 + x)$$

where x is the mean number per test area, and s^2 the variance. A varies from -1 (even distribution) to $+1$ (strongest aggregation). $A = 0$ signifies random distribution.

Horizontal association

To compute the horizontal association between both species the following equation was used:

$$AC = 2c / (a + b) - 1$$

where a = number of individuals of species A in all test areas b = number of individuals of species B in all test areas c = number of individuals of both species in all test areas where they coexist.

The association coefficient AC varies from -1 (complete negative association) to $+1$ (positive association).

Vertical distribution

Since the surface of a bog is composed of small hillocks and hollows (mostly filled with water), and *D. intermedia* is known to grow often in lower and wetter parts of the bog than *D. rotundifolia*, the vertical distribution of both species was also studied. For this purpose, the profile of the bog was recorded in a representative part of the transect (260 test areas) by measuring the shortest distance (cm) between a horizontal string and the center of each of the test areas.

Sampling of prey

The sampling was carried out during the period when the sundew was capable of catching prey, from the middle of May to the beginning of October. The occurrence and distribution of arthropods on the leaves of randomly chosen plants was recorded about every fifth day. The average size of the samples was 146 animals for *D. rotundifolia* and 197 for *D. intermedia*.

Although the chitinous skeleton of the arthropods is not digestible, the animals often lacked important characteristics for identification. Therefore it was not always possible to key the specimen down to species. Sometimes it was difficult to decide whether an animal was caught by the plant or was sitting on the leaves for other reasons. It is well known, for instance, that there are some opportunistic predators associated with sundew (Lloyd 1942; China 1953). Since doubtful cases were rare, all animals sticking to the leaves were counted as prey.

Results

Density, biomass and aggregation

The data obtained from the transect and the dried plants are shown in Table 1. The following may be noted: The individuals of *D. intermedia* were about three times as heavy as those of *D. rotundifolia*, but for population density the relation was just the reverse: *D. rotundifolia* was about three times as frequent as *D. intermedia*. Therefore both species

Table 1. Density, biomass and aggregation of *Drosera*. Mean values $\pm$ SE (N)

	<i>D. rotundifolia</i>	<i>D. intermedia</i>
Individuals/m ²	159 $\pm$ 7 (2704)*	56 $\pm$ 4 (2704)*
Dry weight/plant (mg)	7.78 $\pm$ 0.74 (25)	25.17 $\pm$ 5.89 (38)
Dry weight/m ² (mg)	1237 ^b $\pm$ 170	1410 ^b $\pm$ 430
Index of aggregation	0.48	0.53

* All test areas

^b Product of the above data

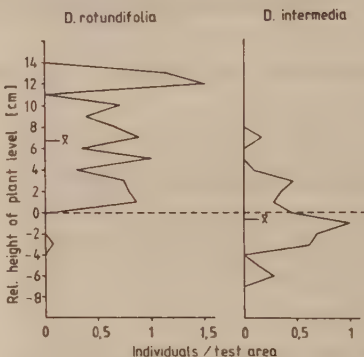


Fig. 1. Relative abundance of *D. rotundifolia* and *D. intermedia* per test area in relation to the ground profile. $\bar{x}$ represents the average level of the plants above the waterline. Zero level represents the waterline on July 30, 1984

of sundew had about the same biomass per square meter. If biomass is taken as a measure for the success of a species, both species of sundew are thus about equally successful in this bog. The total biomass in the bog was estimated to be 15.7 kg for *D. rotundifolia* and 17.9 kg for *D. intermedia*. This finding is in contrast to previous reports showing that *D. rotundifolia* is usually larger than *D. intermedia* (Hegi 1935). It remains to be seen whether the situation in this bog is an exception or typical for this region.

The index of aggregation was 0.48 for *D. rotundifolia* and 0.53 for *D. intermedia*. Both species are highly aggregated. At least for *D. intermedia* the reason may be the vegetative reproduction by splitting-up rosettes (Tutin 1964).

Association

The association test yielded a coefficient of -0.96 which means a nearly perfect negative association. Considering that the average density per test area was 0.6 individuals for *D. intermedia* and 1.7 for *D. rotundifolia* and that empty test areas were not included in the test, it is concluded that the two species are, for whatever reasons, highly segregated, "avoiding" each others neighborhood.

Vertical distribution

The analysis of the vertical distribution was made with the data of 260 test areas (see Methods). Figure 1 shows the

average density of plants per test area as a function of the height of the test area: Both species evidently prefer different heights: *D. rotundifolia* grows almost without exception above the water level of July 30, 1984. This level represented approximately the average for 1984. By contrast, *D. intermedia* was distributed rather symmetrically around this level. The average height of both species differed by 7.5 cm. To see whether this difference is significant, a non-parametric test (Kolmogorov-Smirnov-test) was made with the absolute number of plants per 1 cm height intervals. The difference between both distributions is highly significant ($P < 0.001$). Thus the vertical distribution yielded a similar result as the association test. It shows that in this bog, *D. intermedia* and *D. rotundifolia* are living in separate microhabitats. It should be noted that the negative horizontal association may at least in part be explained by the fact that both species prefer different heights.

Composition of prey

Table 2 gives a taxonomic list of the catch of arthropod fauna by *D. rotundifolia* and *D. intermedia*. There are pronounced differences in the composition of prey between the two species. For instance, Nematocera were twice, and Brachycera even four times as frequent in the prey spectrum of *D. intermedia* as in that of *D. rotundifolia*. For Collembola the situation is exactly the reverse: They had a fourfold proportion in the prey spectrum of *D. rotundifolia* compared with that of *D. intermedia*. In some of the prey groups no differences were found, for instance in mites. It should be emphasized that the data in Table 2 tell nothing about the relative importance of the animal groups as a food resource. Mites and Collembolans, for instance, play virtually no role as suppliers of nutrients compared with gnats and flies which may be thousand times as heavy.

In Fig. 2 the percentages of the data of Table 2 are arranged along a scale varying from 0 to 100. A value of 0 (100) means that the prey is exclusively caught by *D. intermedia* (*D. rotundifolia*). A value of 50 indicates equal proportions of prey in both species. It is interesting to note that winged insects are mostly found in the lower part of the figure, that is, they are typical for *D. intermedia*. The only exception are the males of scale insects (Coccoidea) which are known for being poor flyers. Good flyers such as Dragon Flies (Odonata) and Hovering Flies (Syrphidae) were almost exclusively caught by *D. intermedia*.

Figure 3 shows the temporal course of the percentage of winged arthropods in the diet of both species of *Drasera*. All identified prey items, sampled about every five days, are included; 100% represents the total number of arthropods sampled on a given day. It is evident that the "preference" of *D. intermedia* for winged insects prevailed throughout the catching season. There is only one sample that shows a lower percentage of winged arthropods for *D. intermedia* than for *D. rotundifolia*. This was at the beginning of August after a bad weather period when more than 50% of all prey animals found on *D. intermedia* were mites.

There is good evidence that the temporal dynamics of the prey populations affects the composition of the catch. Figure 4a shows the seasonal course of the percentage of coccid males among all identified arthropods in 1984. In the beginning of July there was evidently a maximum of relative abundance. It should be noted that *D. intermedia* does not contribute to this peak. Figure 4b shows the same

Table 2. Arthropods caught by *Drasera* between May and October 1984

	<i>D. rotundifolia</i>		<i>D. intermedia</i>		Significance (%)
	Numbers caught	Mean percentage of total catch	Numbers caught	Mean percentage of total catch	
1 Nematocera	924	22.2	2339	43.6	+
Cecidomyiidae	10	0.23	465	6.80	+
Others	914		1872		
2 Brachycera	117	2.15	636	11.71	+
Phoridae	45	0.87	17	0.33	-
Empididae	13	0.27	378	6.46	+
Pipunculidae	0	0	19	0.38	+
Syrphidae	1	0.01	19	0.51	+
Dolichopodidae	10	0.17	17	0.32	-
Chloropidae	22	0.56	68	1.25	-
Tabanidae	0	0	8	0.18	+
Others	26		110		
3 Hymenoptera (without ants)	142	3.57	76	1.57	+
4 Formicidae	58	1.76	37	0.82	-
5 Collembola	1356	31.74	354	7.44	+
Sminthuridae	996	9.47	194	3.98	+
Arthropleona	244	6.84	27	0.80	+
Neanura (genus)	14	0.35	0	0	+
Neanura muscorum	3	0.07	0	0	-
Others	116		133		
6 Acarina	643	17.37	831	17.45	-
7 Coleoptera	120	2.75	96	2.02	-
Anobiidae	89	1.97	71	1.43	-
Helophorus nubilus	0	0	9	0.22	-
Staphylinidae	31	0.78	16	0.37	-
8 Cicadina	57	1.58	86	1.83	-
Cercopoidea	2	0.03	5	0.21	-
Cicadella viridis	0	0	7	0.11	+
Others	55		74		
9 Lepidoptera (larvae)	9	0.21	2	0.03	+
10 Saltatoria	0	0	6	0.18	-
11 Aphidoidea	285	5.97	317	7.11	-
12 Coccoidea (males)	294	5.79	7	0.15	+
13 Heteroptera	35	0.74	20	0.75	-
14 Odonata	0	0	20	0.56	+
15 Thysanoptera	57	1.03	15	0.31	-
16 Araneida	52	1.18	102	2.20	-

for "species 1" of the Empididae. There is a maximum in June. It is well known that Empididae may have population peaks at that time (Chauvin 1967). In this case, and in contrast to coccids, *D. rotundifolia* is getting only a small share of the population compared to *D. intermedia*.

It is, of course, not possible to draw exact conclusions from these curves about the real population dynamics of the prey species because the data are influenced by too many unknown factors like variations of other prey populations. Moreover the catch success itself may show a seasonal component (Dixon et al. 1980). So these data can only give

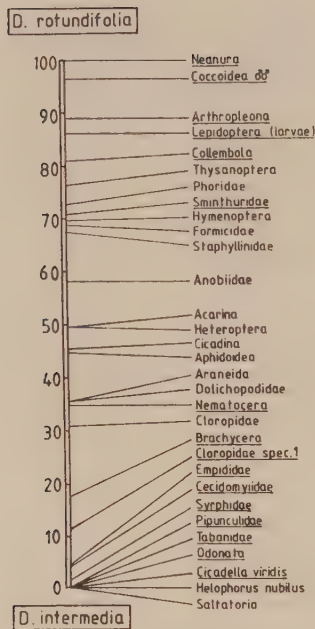


Fig. 2. Percentile distribution of prey among *D. rotundifolia* and *D. intermedia*. 100: Animals caught only by *D. rotundifolia*. Underlined groups show significant differences between both species

a very general impression of the population dynamics of the prey.

Discussion

The most important results of this study are that the two sympatric species *D. rotundifolia* and *D. intermedia* are equally successful with respect to biomass, occupy different microhabitats, are clearly separated horizontally as well as vertically, and are catching significantly different types of prey. The latter aspect is of course of particular interest because it means that both species have separate niches with respect to an important component of their food resource.

What are the causes of this differential predation?

It is highly improbable that different groups of prey are baited by different smells or colours of the plants. There is not the slightest evidence for such specific cues. A potentially more significant reason is that the two species differ in their general morphology. As already mentioned, the leaves of *D. rotundifolia* are very often lying flat on the ground. This makes it possible for walking arthropods to get caught. The leaves of *D. intermedia*, on the other hand, are in a rather upright position (Tutin 1964), thus acting more or less as aerial traps.

Another likely reason for differential predation is that

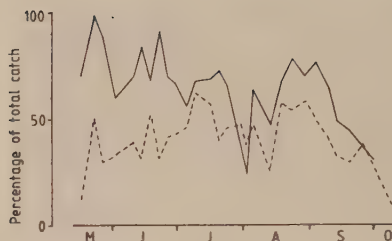


Fig. 3. Temporal course of the percentage of winged arthropods in the catch of *D. rotundifolia* (dashed line) and *D. intermedia* (solid line) in 1984

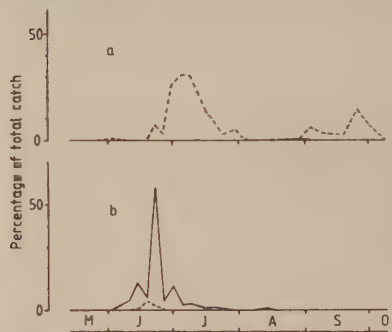


Fig. 4a, b. Temporal course of the percentage of coccid males (a) and Empididae "species 1" (b) in the catch of *D. rotundifolia* (dashed line) and *D. intermedia* (solid line) in 1984

D. intermedia and *D. rotundifolia* live in different microhabitats. As already mentioned, both species are negatively associated along the horizontal dimension and occur on different levels of the ground profile. The individuals of *D. intermedia* are often standing in the water, many of them throughout the whole season. This means that only flying insects or those which are able to walk on water will be available. By contrast *D. rotundifolia* is often surrounded or even covered by moss, grass or small bush (e.g. *Vaccinium oxycoccus*) so that flying insects hardly can reach them.

Finally, a reason for differential predation could be that the arthropods themselves prefer different microhabitats so that the two species of sundew automatically "select" animals typical for their habitats. Dragon Flies (*Odonata*) for instance may be caught during oviposition close to *D. intermedia*.

In another part of this study (Thum unpublished work) it will be shown that, at least for *D. intermedia* in this bog, the number of arthropods caught is an important limiting factor influencing several fitness components such as the number and size of leaves, and the number of flowers and seeds. Furthermore benefits obtained in one year are partially transferred to the next year via the size of the winterbud. Thus niche segregation for insect prey could very well be under strong selection pressure. Its evolution may have been the direct result of competition for a limited resource.

Acknowledgements. Prof. Jürgen Jacobs was a very friendly and cooperative coach. Special thanks to him, Jockl Weikmann and Hans Redlef Siegmund for correcting the manuscript. I am very indebted to Andrea Schinke for helping me a lot, especially with field work.

References

- Büsgen M (1883) Die Bedeutung des Insektenfangs für *Drosera rotundifolia*. Bot Zeitung 41:569-577
- Chandler GE, Anderson JW (1975) Studies on the origin of some hydrolytic enzymes associated with the leaves and tentacles of *Drosera* species and their role in heterotrophic nutrition. New Phytol 75:51-62
- Chandler GE, Anderson JW (1976) Studies on the nutrition and growth of *Drosera* species with reference to the carnivorous habit. New Phytol 76:129-141
- Chauvin R (1967) Die Welt der Insekten. Kindler, München
- China W (1953) Two new species of the genus *Cyrtopeltis* (Hemiptera) associated with sundews in Western Australia. West Aust Nat 4:1-9
- Darwin F (1878) The nutrition of *Drosera rotundifolia*. Linnean Society's Journal - Botany 17:17-32
- Dixon KW, Pate JS (1978) Phenology, morphology and reproductive biology of the tuberous sundew, *D. erythrorhiza* Lindl. Aust J Bot 26:441-459
- Dixon KW, Pate JS, Bailey WJ (1980) Nitrogen nutrition of the tuberous sundew, *Drosera erythrorhiza*, with special reference to catch of arthropod fauna by its glandular leaves. Aust J Bot 28:283-297
- Ellenberg H (1974) Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta geobotanica IX/9:5-97
- Hegi G (1935) Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Lehmanns, München
- Kaule G (1974) Die Übergangs- und Hochmoore Süddeutschlands und der Vogesen. Cramer, Lehre
- Kellermann C, Raumer E (1878) Vegetationsversuche an *Drosera rotundifolia* mit und ohne Fleischfütterung. Bot Zeitung 36:209-218
- Knuth P (1898) Handbuch der Blütenbiologie II/1 W. Engelmann, Leipzig
- Lloyd FE (1942) The carnivorous plants. Chronica botanica, Walham, Mass. USA
- Oberdorfer E (1962) Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. Ulmer, Stuttgart
- Oberdorfer E (1977) Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Fischer, Stuttgart, New York
- Pate JS, Dixon KW (1978) Mineral nutrition of *Drosera erythrorhiza* with special reference to its tuberous habit. Aust J Bot 26:455-464
- Paul A, Lutz J (1941) Zur soziologisch-ökologischen Charakterisierung von Zwischenmooren. Ber Bay Bot Ges 25:1-28
- Schmeil-Fitschen (1976) Flora von Deutschland und seinen angrenzenden Gebieten. Quelle & Meyer, Heidelberg
- Tutin TG (1964) Flora Europaea. Univ Press, Cambridge
- Watson AP, Mathiessen JN, Springett BP (1982) Arthropod associates and macronutrient status of the red ink sundew (*Drosera erythrorhiza*). Aust J Ecol 7:13-22
- Wolny E (1897) Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildung. C. Winter Heidelberg

Received June 20, 1986



